OSTÉOLOGIE ET RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DES PROTOBRAMIDAE (TELEOSTEI, TSELFATIIFORMES) DU CÉNOMANIEN (CRÉTACÉ SUPÉRIEUR) DU LIBAN

par

Louis TAVERNE (1) & Mireille GAYET (2)

RÉSUMÉ. - L'ostéologie de *Protobrama avus*, d'une nouvelle espèce de ce genre, *P. woodwardi*, et de deux nouveaux genres monospécifiques de Protobramidae, *Eusebichthys byblosi* et *Abisaadichthys libanicus*, est étudiée. Les Protobramidae sont de petits téléostéens marins au corps élevé du Cénomanien inférieur du Liban. L'éventuelle synonymie des Protobramidae et des Plethodidae (ou Tselfatiidae) ainsi que l'intégration des Protobramidae, des Araripichthyidae et des Ferrifronsidae en un sous-ordre des Protobramoidei sont discutées et rejetées. L'analyse des caractères des Protobramidae amène à les ranger en tant que famille valable dans l'ordre clupéocéphale des Tselfatiiformes aux côtés des Plethodidae.

ABSTRACT. - Osteology and phylogenetic relationships of the Protobramidae (Teleostei, Tselfatiiformes) from the Cenomanian (upper Cretaceous) of Lebanon.

The osteology of *Protobrama avus*, of a new species of this genus, *P. woodwardi*, and of two new monospecific genera of protobramid fishes, *Eusebichthys byblosi* and *Abisaadichthys libanicus*, is studied. Protobramidae are small deep-bodied marine teleosts from the Lower Cenomanian of Lebanon. They are characterised by the gomphosis of the neural and haemal arches on the centra all along the axial skeleton, the loss of segmentation on the dorsal and anal fin rays, the small cycloid scales covering the basis of the unpaired fins, the ribs fused with the haemapophyses, the loss of epicentrals and epipleurals, the loss of epurals, the reduced number (4 or 5) of hypurals and the fusion of hypurals 3 and 4 into a dorsal hypural plate. The skull is medio-parietal. The temporal fossa is dorsally bordered by the parietal. The jaws are feebly toothed or toothless. The maxillary, which is bordering the mouth, is always toothless. The supramaxillaries are lost. The possible synonymy of the Protobramidae and Plethodidae (or Tselfatiidae) as well as the integration of the Protobramidae, the Araripichthyidae and the Ferrifronsidae into a suborder of the Protobramoidei are discussed and rejected. The analysis of the protobramid characters leads to range them as a valid family in the clupeocephalan order Tselfatiiformes near the Plethodidae.

Key words. - Teleostei - Tselfatiiformes - Protobramidae - *Protobrama* - *Eusebichthys* gen. nov. - *Abisaadichthys* gen. nov. - Cenomanian - Lebanon - Osteology - Phylogeny.

Les Protobramidae sont des petits téléostéens marins, de longueur inférieure à une dizaine de centimètres, qui ont été découverts dans les strates du Cénomanien inférieur du Liban. Jusqu'ici, un seul genre a été décrit, *Protobrama* Woodward, 1942, et une seule espèce lui est rapportée, *Protobrama avus* Woodward, 1942, pour lesquels Le Danois et Le Danois (1964) créèrent une famille particulière, les Protobramidae. Patterson (1964, 1967) apparente *Protobrama* aux Plethodidae, une famille de grands téléostéens marins du Crétacé, et plus particulièrement au genre cénomano-turonien *Tselfatia* Arambourg, 1943, tout en le considérant comme trop spécialisé pour pouvoir être rangé dans cette famille. Il associe les Protobramidae et les Plethodidae en un sous-ordre des Tselfatioidei qu'il inclut dans le super ordre des Osteoglossomorpha. Taverne (1975d) nie les liens de parenté étroits de ces deux familles et réfute de même d'éventuelles relations avec les Osteoglossomorpha ; il rapproche *Protobrama* des Esociformes. Patterson (1993) met la famille des Protobramidae en synonymie de celle des Plethodidae, synonymie qu'il étend aussi aux Bananogmiidae, aux Niobraridae, aux Thryptodontidae et aux Tselfatiidae. Les Plethodidae deviennent ainsi la seule composante familiale d'un sous-ordre des Tselfatioidei que cet auteur inclut alors dans l'ordre des Crossognathiformes aux côtés d'autres téléostéens marins du Crétacé, les Pachyrhizodontoidei et les Crossognathoidei. Quant à Nelson (1994), il range *Protobrama* et *Tselfatia* dans une famille des Tselfatiidae, maintient les autres pléthodidés dans une famille des Bananogmiidae et élève les Tselfatioidei au rang d'ordre des Tselfatiiformes. Tout récemment, Cavin (2001), reprenant des données disponibles dans la littérature et les analysant de manière cladistique, conclut, en accord avec Taverne (1975d), à l'absence de relations entre les Protobramidae et les Plethodidae. Il réunit, au contraire, les Protobramidae et deux autres familles de téléostéens marins du Crétacé, les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae, en un nouveau sous-

(1) Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie des Organismes, Unité de Morphologie fonctionnelle (C.P. 160/11), Avenue F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, BELGIQUE. [Louis.Taverne@iph.fgov.be]

(2) 18 rue Vauban, 69006 Lyon, FRANCE. [gayet.mireille@free.fr]

ordre des Protobramoidei placé parmi les Clupeocephala primitifs en tant que groupe-frère d'un clade comprenant les Esociformes et les Pachyrhizodontoidei.

Ces dernières années, du nouveau matériel se rapportant aux Protobramidae a été mis au jour au Liban, dans les strates cénomaniennes de Haqil et de Hgula (orthographe internationnale proposée par l'Unesco). Outre des spécimens incomplets de *Protobrama avus*, ce matériel renferme également une nouvelle espèce de *Protobrama* et deux nouveaux genres de Protobramidae. Le but du présent travail est de revoir l'espèce *P. avus*, d'étudier les trois nouveaux Protobramidae récemment découverts, de mieux caractériser cette famille, d'établir les relations intergénériques au sein de la famille agrandie et de redéfinir la position systématique de cette famille parmi les téléostéens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié ci-dessous est conservé au Natural History Museum (NHM) à Londres, au Naturhistoriska Riksmuset (NRM) de Stockholm, au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) de Paris, à l'Université de Lyon (FSL) et dans le musée de la famille Abi Saad (ABSA) à Jbail, l'ancienne Byblos. Les individus suivi d'un * sont préparés par la méthode de transfert (inclusion dans une résine polyester et attaque de la gangue à l'acide acétique). Les données morphométriques ont été mesurées selon les indications de la figure 1.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Classe Teleostei
Cohorte Clupeocephala
Ordre Tslefatiiformes
Famille Protobramidae

Diagnose émendée

Voir le point 1 de la partie "Discussion" à la fin de l'article.

GENRE *PROTOBRAMA* WOODWARD, 1942

Diagnose émendée

Protobramidé de moins de 10 cm de long ; infraorbitaires divisés en une chaîne de nombreux petits osselets quadrangulaires ; supraoccipital dépourvu de forte crête ; endoptérygoïde très vaste et s'étendant jusqu'à l'arrière du carré ; rayons branchiostèges élargis et disposés en éventail ; branche ventrale du cleithrum et coracoïde très longs ; nageoires pectorales insérées haut sur les flancs ; de 10 à 12 supraneuraux indifférenciés les uns des autres ; de 59 à 61 vertèbres dont 22 à 23 abdominales et 37 à 38 caudales ; neurépines et hémépines garnies, pour la plupart d'entre elles, d'expansions aliformes antérieures et postérieures formant un septum osseux complet ; 21 à 22 paires de côtes ; épineuraux présents depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau de l'extrémité de la nageoire dorsale ; premiers épineuraux branchus, les autres simples ; nageoire anale s'avançant très fortement sous le *situs viscerum* ; premiers ptérygophores anaux allongés, orientés très obliquement vers l'arrière, agglomérés les uns aux autres et rejoignant les premières longues hémépines ; longs mésonostes autogènes dans la portion postérieure des nageoires dorsale et anale ; hypuraux 3 et 4 fusionnés en une plaque hypurale dorsale soudée au deuxième centrum ural ; cinquième hypural absent ; une seule paire d'uroneuraux ; multiplication du nombre des rayons branchus (29 à 31) à la nageoire caudale ; segmentation réduite à la région basale des lépidotriches caudaux les plus centraux.

Protobrama avus Woodward, 1942
(Figs 1-9)

Diagnose émendée

Protobrama dont le mésethmoïde porte un petit processus latéral ; processus ascendant symphysaire du prémaxillaire perdu ; posttemporal large mais peu élevé ; hauteur de la tête valant de 80 à 105% de sa longueur ; hauteur maximum du corps entrant 2,4 à 2,9 fois dans la longueur standard ; de 11 à 12 supraneuraux ; nageoire dorsale comptant 70 rayons ; nageoire anale comptant de 76 à 78 rayons ; hypuraux 1 et 2 indépendants l'un de l'autre ou soudés uniquement au niveau de leurs têtes articulaires.

Matériel

Holotype. - NHM-P.108890 [face droite] et P.108891

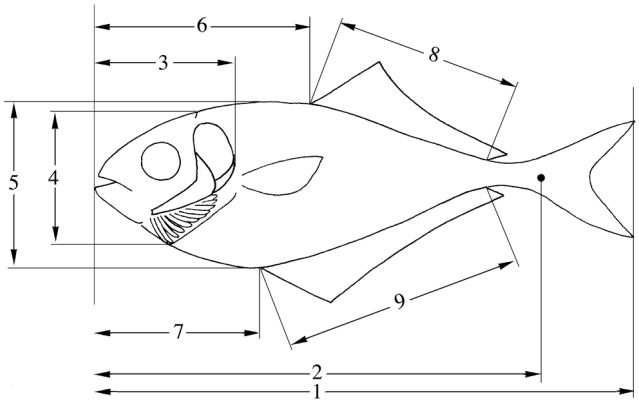

Figure 1. - Représentation schématique de *Protobrama avus* indiquant les données morphométriques. 1 : Longueur totale ; 2 : Longueur standard ; 3 : Longueur de la tête ; 4 : Hauteur de la tête ; 5 : Hauteur maximum du corps ; 6 : Longueur prédorsale ; 7 : Longueur préanale ; 8 : Longueur de la base de la nageoire dorsale ; 9 : Longueur de la base de la nageoire anale. *[Schematic representation of* Protobrama avus *showing the morphometric measurements. 1: Total length; 2: Standard length; 3: Head length; 4: Head depth; 5: Maximum body depth; 6: Predorsal length; 7: Preanal length; 8: Dorsal fin basis length; 9: Anal fin basis length.]*

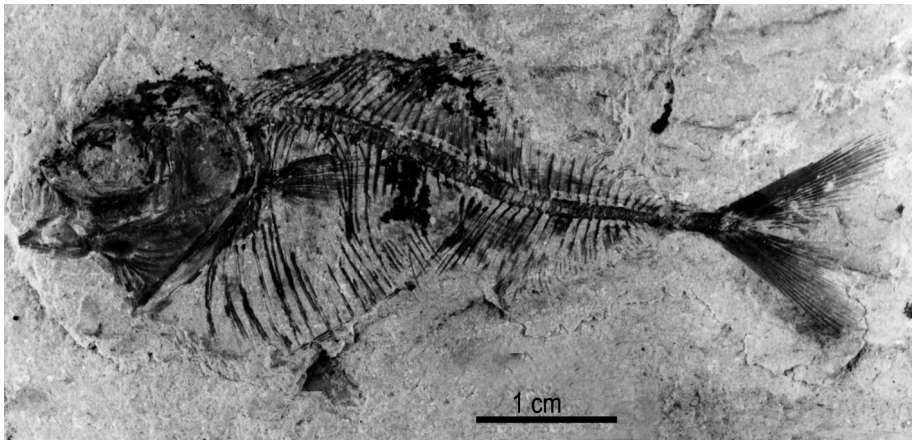

Figure 2. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Spécimen NRM-PZP.2054.

[face gauche], spécimen complet provenant de Hgula, conservé au Natural History Museum, Londres, UK.

Paratype. - NRM-PZP.2054 (= SMNH-P.2054), face gauche d'un spécimen complet, provenant de Hgula, conservé au Naturhistoriska Riksmuset, Stockholm, Suède.

Autres spécimens. - FSL-573081 (sans pédoncule caudal ni queue), FSL-573082a, b (tête et début de la partie dorsale du corps absentes) et FSL-573083 (morceau de la tête et du corps), provenant Hgula, conservés à l'Université de Lyon (Géode), Villeurbanne, France.

Morphométrie. - (en % de la longueur standard) (Figs 1-3).

	Holotype	Paratype
Longueur totale (mm)	90	64
Longueur standard (mm)	75	52
Longueur de la tête (opercule compris)	31,70%	31,00%
Hauteur de la tête (rayons branchiostèges compris)	25,50%	32,10%
Hauteur maximum du corps	34,10%	41,70%
Longueur prédorsale	52,90%	56,30%
Longueur préanale	33,70%	37,90%
Longueur de la base de la nageoire dorsale	42,30%	-
Longueur de la base de la nageoire anale	56,00%	-

Horizon et localité. - Cénomanien inférieur de Hgula, Liban.

Description

Crâne (Figs 4, 5). - Les crânes de tous les exemplaires connus sont mal conservés et ne permettent pas une reconstitution parfaite. FSL-573081 montre cependant certaines structures de l'arrière du neurocrâne et du début de l'axe vertébral par transparence en dessous de l'hyomandibulaire, de l'opercule et du posttemporal.

NRM-PZP.2054 présente la région ethmoïdienne la mieux préservée. Le mésethmoïde, peu épais et donc très probablement réduit au seul dermethmoïde, est court, assez

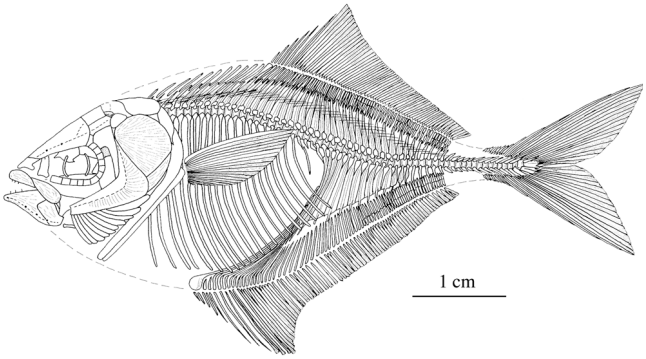

Figure 3. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Reconstitution générale en vue latérale gauche d'après NHM-P.108890/108891 (holotype), NRM-PZP.2054, auquel s'applique l'échelle, et FSL-573081. *[General reconstruction in left lateral view from NHM P.108890/108891 (holotype), NRM-PZP.2054, to which the scale refers, and FSL-573081.]*

large et porte une paire de petits processus latéraux. Les ethmoïdes latéraux sont bien développés et descendent des frontaux jusqu'au parasphénoïde. Le mésethmoïde et les ethmoïdes latéraux ne sont pas accolés les uns aux autres. Un cartilage ethmoïdien devait remplir l'espace compris entre eux chez le poisson vivant. Le vomer et les nasaux ne sont pas conservés.

Le toit crânien est formé par les frontaux courts, larges et ornementés de fines rides dans leur moitié postérieure ainsi que par de grands pariétaux en contact médian (crâne médio-pariétal). Le supraoccipital n'est visible sur aucun spécimen. Les ptérotiques sont étroits. Les petits sphénotiques s'observent sous forme de petits nodules osseux situés juste devant la tête articulaire de l'hyomandibulaire. Un fin canal sensoriel supraorbitaire, fermé sur presque tout son trajet, traverse le frontal de bout en bout et se prolonge sur le ptérotique par le canal otique (= postorbitaire). Sur le frontal, il s'ouvre par deux petits pores et porte une très courte commissure épiphysaire. Une commissure pariétale se prolonge jusqu'au bord postérieur du frontal (Fig. 5).

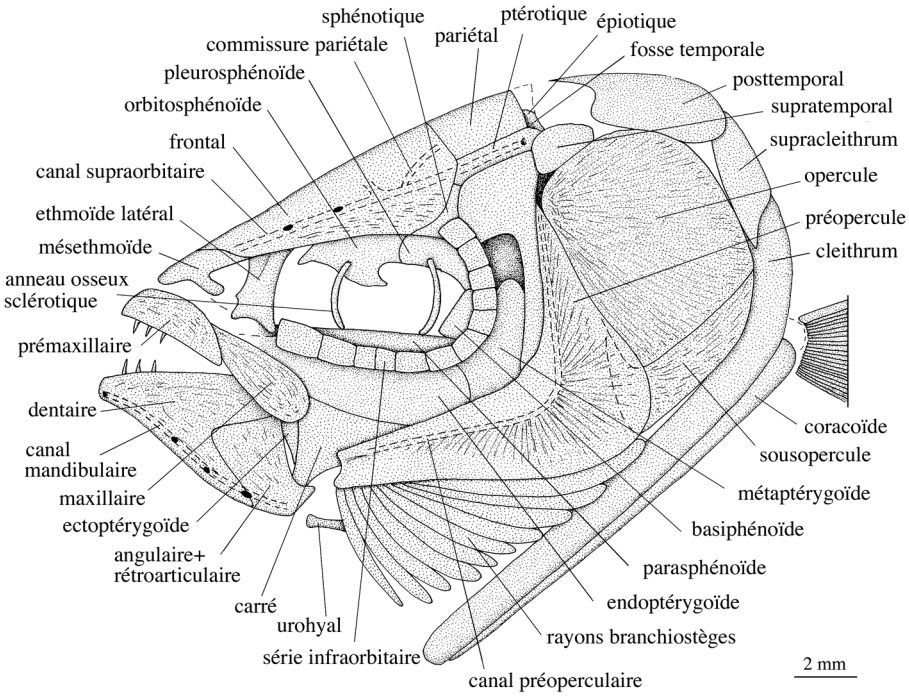

Figure 4. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après NHM-P.108890/108891 (holotype), auquel s'applique l'échelle, NRM-PZP.2054 et FSL-573081. *[Reconstruction of the skull and the pectoral girdle in left lateral view from NHMP.108890/108891 (holotype), to which the scale refers, NRM-PZP.2054 and FSL-573081.]*

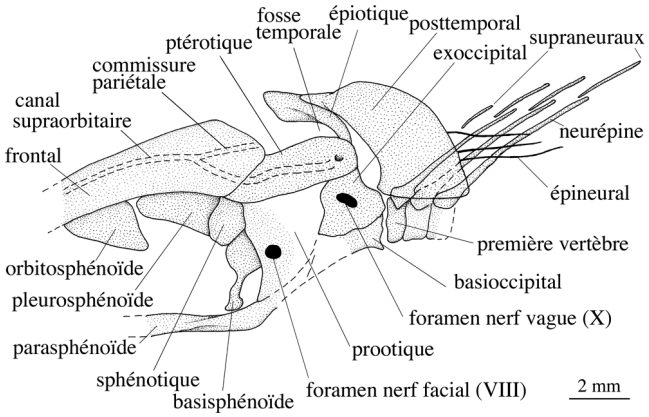

Figure 5. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Arrière du neurocrâne et début du squelette axial de FSL-573081. Le pariétal est perdu. Les premières neurépines sont vues par transparence au travers du posttemporal. *[Rear of the skull and beginning of the axial skeleton of FSL-573081. The parietal is lost. The first vertebrae are seen by transparency through the posttemporal.]*

Postérieurement, le canal se termine et s'ouvre par un petit pore à l'extrémité arrière du ptérotique. La fosse posttemporale, visible sur FSL-573081, s'ouvre sur la face arrière du neurocrâne entre le ptérotique et l'épiotique et devait être couverte dorsalement par le pariétal (ici non conservé). Le supratemporal, visible sur la face gauche de l'holotype, est petit, vaguement ovale et surplombe l'opercule.

L'orbitosphénoïde et les pleurosphénoïdes sont bien développés, mais demeurent accolés au toit crânien et sont donc éloignés du parasphénoïde. Il n'y a pas de septum interorbitaire osseux. Le basisphénoïde est présent. Le parasphénoïde est édenté et dépourvu de processus basiptérygoïde.

La partie latérale du prootique, percée par un vaste foramen pour le nerf facial (VII), l'exoccipital, sur lequel s'ouvre le foramen du nerf vague (X), et le petit basioccipital sont visibles par transparence sous l'hyomandibulaire ou sous l'opercule chez FSL-573081 (Fig. 5). L'exoccipital et le basioccipital font face à la première vertèbre et semblent donc participer tous deux à la formation de la facette articulaire neurocrânienne pour le squelette axial.

L'endoptérygoïde est l'os le plus développé de l'arcade palatine. Il est long, large, et couvert entièrement de petites dents arrondies. Il est accolé au parasphénoïde et surmonte le carré qu'il sépare ainsi du métaptérygoïde. L'ectoptérygoïde est court, étroit et édenté. Le palatin n'est pas connu. Le carré est triangulaire. Le processus quadrato-jugal n'est pas visible peut-être simplement caché par le préopercule.

Les os des mâchoires sont ornementés de petites rides. Prémaxillaire et maxillaire bordent la bouche pour moitié. Il n'y a pas de supramaxillaire. Le prémaxillaire, dépourvu de processus ascendant, porte quelques dents pointues (visibles en empreinte chez NRM-PZP.2054 et par plusieurs alvéoles d'implantation sur l'holotype). Le maxillaire est large, un peu plus long que le prémaxillaire et édenté. L'extrémité antérieure du maxillaire n'est pas élargie en cupule et l'articulation avec le prémaxillaire se réalise par simple contact. La mandibule est courte et haute. Son articulation avec le carré se fait au niveau de l'avant de l'orbite. Chez l'holotype, le dentaire porte trois dents pointues de même taille que celles du prémaxillaire. Le rétroarticulaire est soudé à l'angu-

laire, ce qui se voit clairement sur NHM-P.108891 et NRM-PZP.2054. L'articulaire n'est pas connu. Le canal sensoriel mandibulaire est étroit, fermé sur tout son trajet à l'exception de quatre pores, trois situés au niveau du dentaire et un quatrième à la limite du dentaire et de l'angulaire. On ne distingue pas d'ouverture postérieure de ce canal à la face externe de l'angulaire, ouverture qui devait donc être située à la face interne de l'os.

Les os circumorbitaires forment une chaîne d'une douzaine de petites lamelles osseuses plus ou moins rectangulaires qui longent les bords inférieur et postérieur de l'orbite. Le premier de ces osselets est situé juste en arrière de l'ethmoïde latéral et le dernier au niveau du sphénotique. Il n'y a ni supraorbitaire, ni antorbitaire. FSL-573081 montre la présence d'un anneau osseux sclérotique bien développé et fait de deux pièces. Les os de la série operculaire sont eux aussi ornés de petites rides. Le préopercule est très développé, avec une branche dorsale large à sa base, pointue à son sommet, orientée verticalement et une large branche ventrale nettement plus longue que la dorsale. L'interopercule n'est pas visible. L'opercule est grand et vaguement semi-circulaire. Le sousopercule est long et étroit. Son processus antéro-dorsal est anatomiquement caché sous le préopercule. On compte 10 ou 11 rayons branchiostèges assez larges et disposés en éventail entre la branche ventrale du préopercule et le cleithrum.

Squelette hyoïdéo-branchial (Fig. 4). - L'hyomandibulaire est allongé, avec une tête articulaire élargie et monocondylaire et une branche ventrale beaucoup plus fine. Le processus opercularis est réduit à un simple renflement. Le symplectique est une longue et fine baguette osseuse cachée sous la branche ventrale du préopercule. L'urohyal est triangulaire, étroit à l'avant, large à l'arrière. Rien d'autre n'est connu du squelette hyoïdéo-branchial.

Ceintures (Figs 4, 5). - La ceinture scapulaire est composée des os traditionnels. Le posttemporal est très large, à peu près ovale et garni d'une petite pointe antéro-dorsale qui se voit bien sur P.108891. Le supracleithrum est une lame osseuse plus longue que large. Le cleithrum est divisé en une courte branche dorsale et une très longue branche ventrale orientée obliquement. L'épaisseur de l'os est identique sur toute sa longueur. Le coracoïde est très long, lui aussi, et accolé à la branche ventrale du cleithrum. La scapula et l'éventuel mésocoracoïde ne sont pas connus. Patterson (1967) signale un postcleithrum dorsal ; cependant, aucune structure ne se différencie des autres écailles et il paraît donc que *Protobrama avus* devait être dépourvu de postcleithrum. Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs et se composent de 22 rayons dont aucun n'est segmenté. Le premier est pointu, les autres branchus. *Protobrama avus* est dépourvu de ceinture pelvienne.

Squelette axial (Fig. 3, 6). - Le squelette axial est composé de 60 vertèbres chez l'holotype, dont 23 abdominales et 37 caudales, y compris le centrum ural 2, et de 61 vertè-

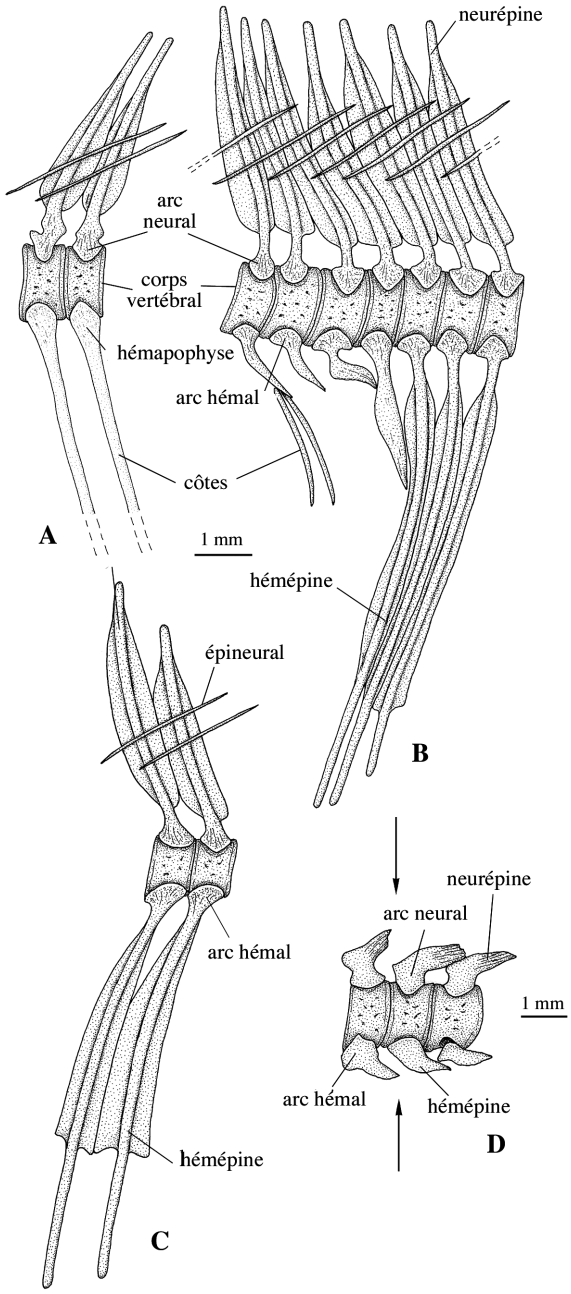

Figure 6. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Reconstitution des vertèbres en vue latérale gauche. **A** : Milieu de la région abdominale ; **B** : Dernières vertèbres de la région abdominale et premières vertèbres de la région caudale ; **C** : Première moitié de la région caudale ; **D** : Début du pédoncule caudal (les flèches indiquent l'extrémité postérieure des nageoires dorsale et anale). (A-C : d'après NRM-PZP.2054 ; D : d'après l'holotype NHM-P.108890). *[Vertebral reconstruction in left lateral view. **A**: Middle of the abominal region; **B**: Last vertebrae of the abdominal region and first vertebrae of the caudal region; **C**: First half of the caudal region; **D**: Beginning of the caudal peduncle (the arrows point to the dorsal and anal fin posterior end) (A-C: from NRM-PZP.2054; D: from holotype NHM-P.108890).]*

bres chez NRM-PZP.2054, dont 23 abdominales et 38 caudales. Patterson (1967) donne des chiffres légèrement différents pour les nombres de vertèbres de ces deux exemplaires. Cela tient à trois raisons. D'abord, il n'inclut pas le petit centre ural 2 dans son compte. Ensuite, il attribue la première neurépine à un centre qu'il suppose soudé au basioccipital, mais ce n'est là que pure hypothèse puisque le basioccipital et la première vertèbre ne se voient chez aucun de ces deux spécimens. En fait, la première neurépine se rattache à une première vertèbre autogène et est plus courte que les suivantes comme on peut l'observer par transparence chez FSL-573081. En troisième lieu, les deux dernières vertèbres qu'il donne comme abdominales sont déjà des vertèbres caudales munies de courtes hémépines et dépourvues de côtes (Fig. 6A, B, 7). FSL-573081 montre également 23 vertèbres abdominales.

L'axe vertébral n'est pas rectiligne mais infléchi en une courbe légèrement sinusoïde. Les centres sont un peu plus hauts que longs et leurs faces latérales sont peu ornementées. Tout au long du squelette axial, les arcs neuraux et hémaux sont articulés, par gomphose, dans des fossettes creusées sur les centres correspondants.

Les neurépines portent chacune des expansions aliformes antérieure et postérieure sauf les premières et celles du pédoncule caudal. Ces expansions sont contiguës d'une neurépine à l'autre, formant ainsi une sorte de septum osseux continu. Les neurépines sont longues, mais se raccourcissent progressivement à partir du niveau de l'arrière de la nageoire dorsale. Elles deviennent très courtes à hauteur du pédoncule caudal puis s'allongent à nouveau quelque peu sur les ultimes vertèbres précaudales. Un très curieux changement progressif est observable dans l'orientation des neurépines, phénomène rare que Woodward (1942) et Patterson (1967) ont déjà noté. Jusqu'au niveau

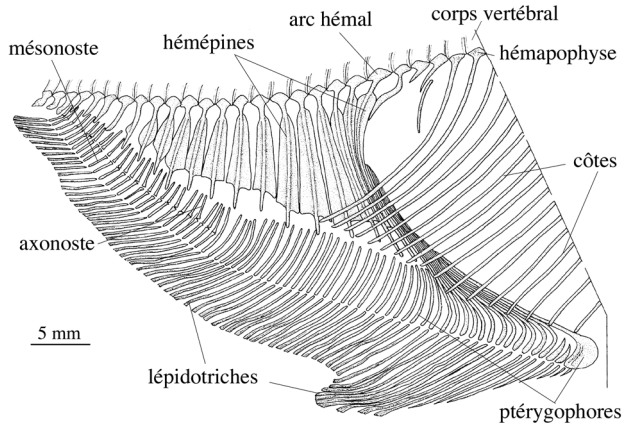

Figure 7. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Reconstitution de la nageoire anale en vue latérale droite d'après NHM-P.108890/108891 (holotype) et FSL-573082a, b, auquel s'applique l'échelle. *[Reconstruction of the anal fin in right lateral view from NHM-P.108890/108891(holotype) and FSL-573082a, b, to which the scale refers.]*

du début de la nageoire dorsale, elles sont orientées obliquement vers l'arrière, puis elles se redressent, deviennent verticales pour ensuite très vite s'orienter obliquement vers l'avant. Au niveau de l'arrière de la nageoire dorsale, elles reprennent progressivement une orientation oblique vers l'arrière.

Dans la région abdominale, l'arc hémal est réduit à une paire de petites hémapophyses. La première hémépine, encore peu allongée, apparaît au niveau de la dernière vertèbre abdominale et la dernière paire de côtes, plus courtes et plus grêles que les précédentes, lui est associée. Les deux ou trois premières vertèbres caudales portent des hémépines courtes, orientées obliquement vers l'arrière et qui s'appuient sur les hémépines suivantes, lesquelles deviennent beaucoup plus longues et se recourbent vers l'avant servant ainsi de soutien aux premiers ptérygophores anaux. Les hémépines ultérieures se raccourcissent à nouveau progressivement et l'on note également un changement d'orientation, progressif lui aussi, qui les ramène d'abord à la verticale puis à une courbure postérieure. Les hémépines du pédoncule caudal sont très courtes mais elles se rallongent à nouveau quelque peu au niveau des ultimes vertèbres préurales. Dans la région de la nageoire anale, les hémépines offrent des expansions aliformes antérieure et postérieure qui sont en contact et qui déterminent une sorte de septum osseux complet à ce niveau, comme pour les neurépines.

Il y a 22 paires de côtes dont la première correspond à la deuxième vertèbre abdominale. Ces côtes sont soudées aux hémapophyses et la suture entre les deux os est parfois encore conservée. Les côtes sont longues sauf celles de la dernière ou des deux dernières paires qui deviennent très courtes. La dernière paire de côtes est articulée avec la courte hémépine de la dernière vertèbre abdominale.

Entre l'arrière de la tête et le début de la nageoire dorsale, s'observent 12 supraneuraux chez l'holotype et 11 chez NRM-PZP.2054. Le compte n'est pas possible sur les autres exemplaires. Ces supraneuraux sont indifférenciés les uns des autres et disposés dans un rapport 1/1 avec les neurépines. Le premier supraneural est situé juste devant la première neurépine.

De longs et fins épineuraux libres sont présents depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale. Les premiers épineuraux possèdent des extrémités branchues, tandis que tous les autres restent simples. On ne trouve ni épicentraux ni épipleuraux.

Nageoires impaires (Figs 3, 7). - Les nageoires dorsale et anale sont longues et modérément hautes. Elles sont presque complètement conservées chez l'holotype et chez FSL-573082.

La nageoire dorsale de l'holotype comporte 70 rayons, dont aucun n'est segmenté, et est supportée par 69 ptérygophores. Les six premiers rayons sont pointus et de taille

croissante, le premier étant très court, tandis que les autres rayons sont branchus. Le premier ptérygophore, composé d'une seule branche, est orné d'une petite excroissance aliforme antérieure et supporte les deux premiers rayons épineux. Dans la première moitié de la nageoire, les axonostes et les mésonostes sont fusionnés, tandis qu'ils sont séparés dans la seconde moitié et que les seconds acquièrent une longueur importante. Les trois premiers ptérygophores sont disposés dans un rapport 1/1 avec les neurépines. Les ptérygophores ultérieurs se rangent par deux ou trois entre deux neurépines successives. L'origine de la nageoire dorsale est située à l'aplomb de la dix-septième ou dix-huitième vertèbre.

La nageoire anale est plus longue que la dorsale. Elle est complète chez l'holotype où elle compte 78 rayons, tous insegmentés, et est soutenue par 74 ptérygophores. Chez FSL-573082, elle comporte 76 rayons portés par 73 ptérygophores. Les dix à douze premiers rayons sont pointus et de taille croissante, le premier étant très petit. Les rayons ultérieurs sont branchus. La nageoire débute à la verticale de la neuvième ou de la onzième vertèbre, soit au niveau du premier tiers du *situs viscerum*. Cette avancée exceptionnelle de la nageoire anale en dessous de la cavité générale est couplée à un important allongement du premier ptérygophore qui prend une forme courbe et s'oriente fortement vers l'arrière pour aller rejoindre les premières grandes hémépines de la région caudale. Les deuxième et troisième ptérygophores sont très courts. Le quatrième et les quelques-uns qui suivent redeviennent allongés, s'accolent au premier et, comme lui, prennent appui sur les premières grandes hémépines. Une telle architecture de la nageoire anale rappelle le complexe hémaxanal de type 3 de Blot (1968) mais en plus spécialisé. Les extrémités inférieures des côtes chevauchent de façon importante ces premiers ptérygophores allongés et situés sous la cavité générale. Les ptérygophores ultérieurs deviennent plus courts, se redressent et s'intercalent par deux ou trois entre deux hémépines successives. Au niveau de la première moitié de la nageoire, le mésonoste et l'axonoste sont fusionnés. Ces deux pièces sont autogènes dans les ptérygophores ultérieurs et le mésonoste est très allongé. Les petits "préptérygophores" anaux mentionnés par Patterson (1967 : 225) sont, en fait, des traces d'une large mais courte expansion aliforme antérieure que présente le premier ptérygophore.

Squelette caudal (Figs 8, 9). - Les dernières vertèbres caudales deviennent de plus en plus petites. L'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les centres correspondants se maintient jusqu'à la vertèbre préurale 1. Les dernières neurépines s'accolent les unes aux autres et deviennent de plus en plus courtes. Cette diminution de taille est tout à fait progressive. La vertèbre préurale 5 de l'holotype porte une neurépine dédoublée mais c'est là une variation individuelle, ce qui n'est pas rare chez les téléostéens. La vertèbre urale 1 n'est pas notablement plus petite que les vertèbres qui la précèdent. Elle porte encore une très courte neurépine qui paraît soudée au corps vertébral. Il n'y a qu'une seule paire d'uroneuraux dont l'extrémité antérieure arrondie ne s'avance pas plus avant que la demi-vertèbre urale 2 et dont l'extrémité postérieure effilée se glisse entre deux lépidotriches caudaux. On n'observe pas d'urodermaux ni d'épuraux. Les dernières hémépines s'allongent et deviennent contiguës. Le parhypural est articulé à la vertèbre préurale 1 et n'est pas plus épais que les hémépines précédentes. Les deux premiers hypuraux sont de même largeur et s'articulent avec la vertèbre urale 1. Chez l'holotype, ces deux hypuraux ventraux sont accolés l'un à l'autre tout en demeurant totalement indépendants l'un de l'autre. Chez NRM-PZP.2054 et FSL-573082a, les deux premiers hypuraux sont soudés entre eux au niveau de leurs têtes articulaires. Il y a donc une variation individuelle à ce niveau. Les troisième et

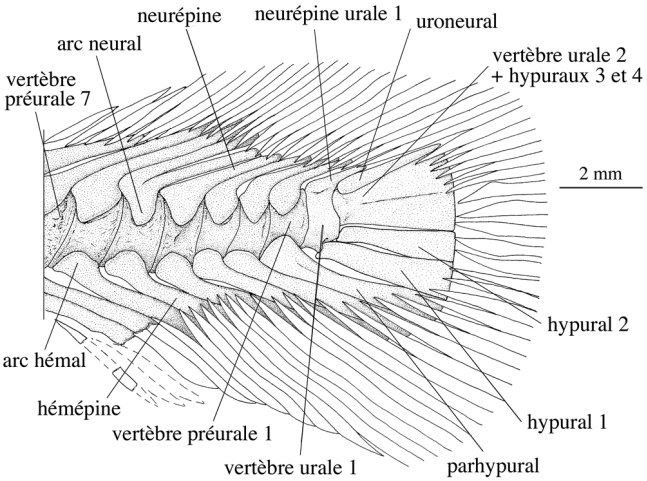

Figure 8. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Reconstitution du squelette caudal d'après NHM-P.108890/108891 (holotype). *[Reconstruction of the caudal skeleton from NHM-P.108890/108891 (holotype).]*

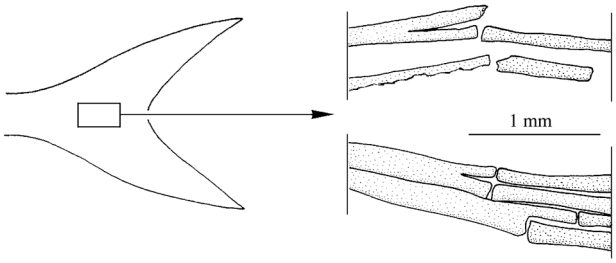

Figure 9. - *Protobrama avus* Woodward, 1942. Détail de la nageoire caudale de NRM-PZP.2054 montrant la segmentation limitée à la partie basse des quatre rayons les plus centraux. *[Caudal fin detail from NRM-PZP.2054 showing the segmentation limited to the lower part of the four most central rays.]*

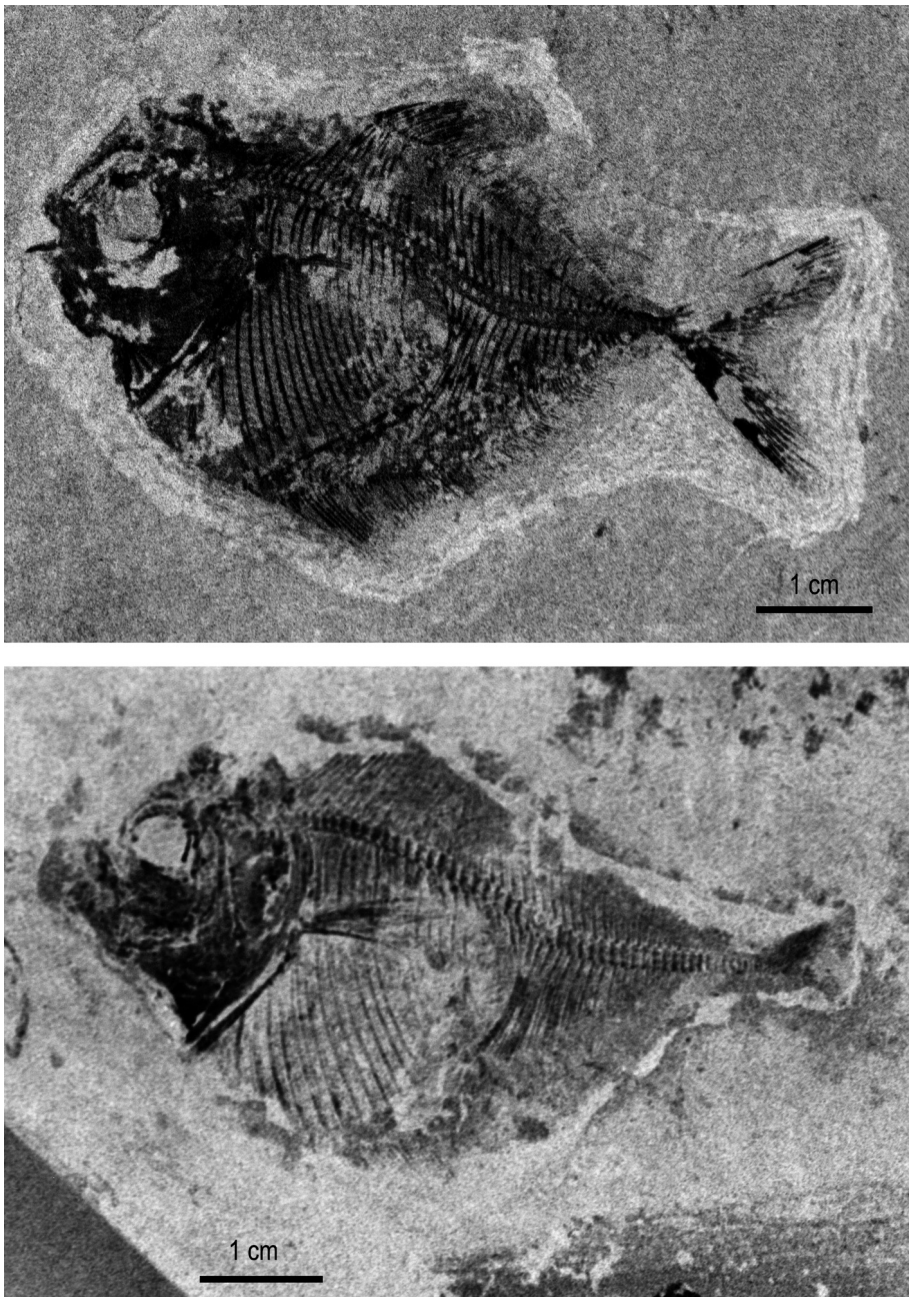

Figure 10. - *Protobrama woodwardi* sp. nov. Holotype FSL-573084 (haut) et paratype FSL-573085 (bas). *[Holotype FSL-573084 (above) and paratype FSL-573085 (below).]*

quatrième hypuraux sont fusionnés en une plaque hypurale dorsale mais la ligne de suture entre les deux os s'observe encore. Cette plaque hypurale dorsale est elle-même soudée au centrum ural 2 réduit. Il n'y a pas d'hypural au-delà du quatrième.

La nageoire caudale est grande, bifide et compte 60 rayons qui sont répartis pour moitié dans chaque lobe. Le lobe dorsal contient 15 rayons branchus précédés de 15 rayons marginaux et le lobe ventral 14 rayons branchus précédés de 16 rayons marginaux, soit 29 rayons branchus au total. Les premiers rayons marginaux de chaque lobe sont courts, élargis et se chevauchent l'un l'autre à la manière de fulcres. Les lépidotriches caudaux sont insegmentés sauf les trois ou quatre rayons les plus centraux. Mais cette segmentation est très limitée et n'intéresse que la partie basse du lépidotriche.

Écailles. - Les écailles sont minuscules, de l'ordre d'un à deux millimètres, cycloïdes, ovales, plus longues que hautes, dépourvues de radii et couvertes de fins circuli, à disposition concentrique et très serrés les uns contre les autres (Taverne, 1975d : fig. 2). Elles couvrent la base des nageoires impaires.

Protobrama woodwardi sp. nov.
(Figs 10-14)

Diagnose

Protobrama dont le mésethmoïde est dépourvu de processus latéral ; petit processus ascendant symphysaire présent sur le prémaxillaire ; posttemporal haut et étroit ; hauteur de la tête valant de 130 à 145% de sa longueur, hauteur maximum du corps entrant 1,7 fois dans la longueur standard ; 10 supraneuraux ; nageoire dorsale comptant 75 rayons ; nageoire anale comptant 83 rayons ; hypuraux 1 et 2 fusionnés en une plaque hypurale ventrale symétrique de la plaque hypurale dorsale.

Derivatio nominis. - L'espèce est dédiée au célèbre paléontologue anglais Arthur Smith Woodward qui, le premier, décrivit un protobramidé.

Matériel

Holotype. - FSL-573084, spécimen complet, vu par sa face gauche, de 73 mm de longueur totale et de 60 mm de longueur standard, en provenance de Hgula.

Paratype. - FSL-573085*, spécimen presque complet de 63 mm de longueur totale (mais l'extrémité de la nageoire caudale manque) et de 58 mm de longueur standard, provenant de Hgula.

Autre spécimen. - FSL-573087, spécimen complet, vu par sa face droite, de 50 mm de longueur totale et de 41 mm de longueur standard, provenant de Hgula.

Morphométrie. - (en % de la longueur standard) (Figs 1, 10, 11)

	Holotype	Paratype
Longueur standard	60 mm	58 mm
Longueur de la tête (opercule compris)	31,80%	31,60%
Hauteur de la tête (rayons branchiostèges compris)	45,50%	41,80%
Hauteur maximum du corps	58,30%	57,00%
Longueur prédorsale	46,20%	-
Longueur préanale	42,70%	41,00%
Longueur de la base de la nageoire dorsale	46,50%	-
Longueur de la base de la nageoire anale	59,00%	-

Horizon et localité. - Cénomanien inférieur de Hgula, Liban.

Description

Crâne (Fig. 12). - Le crâne ressemble beaucoup par sa composition à celui de *Protobrama avus*. C'est surtout au niveau des proportions que les différences se marquent puisque la tête de *P. woodwardi* est plus courte mais aussi beaucoup plus élevée que celle de cette première espèce. Notre description insistera surtout sur les points de divergences entre les deux espèces.

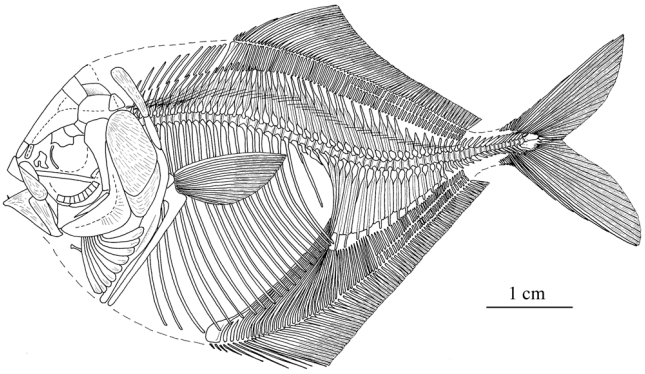

Figure 11. - *Protobrama woodwardi* sp. nov. Reconstitution générale en vue latérale gauche d'après FSL-573084 (holotype), auquel s'applique l'échelle, et FSL-573085. *[General reconstruction in left lateral view from FSL-573084 (holotype), to which the scale refers, and FSL-573085.]*

Le mésethmoïde, observable chez l'holotype, est une plaque ovale, peu épaisse et donc réduite sans doute au seul dermethmoïde, dépourvue de processus latéraux et encadrée par une paire de nasaux courts et réduits à leur composant neurodermique. L'ethmoïde latéral est nettement séparé du mésethmoïde. Le vomer n'est pas connu.

L'holotype montre que le canal sensoriel supraorbitaire qui traverse le frontal présente une commissure pariétale qui se dirige vers l'os du même nom mais n'y pénètre pas. Le crâne est médio-pariétal avec de grands pariétaux. Le paratype exhibe un fragment de supraoccipital, tandis que l'épiotique est visible sur l'holotype. Le sphénotique est petit. Le ptérotique, qui porte le canal sensoriel otique, est nettement plus haut que chez *P. avus*. La fosse temporale s'observe bien sur l'holotype où le pariétal est légèrement déplacé. Elle s'ouvre entre l'épiotique et le ptérotique et est couverte dorsalement par le pariétal. Une zone plus claire, non ossifiée et probablement formée par du cartilage chez le poisson vivant existe à l'intérieur de la fosse entre le ptérotique et l'épiotique.

Le petit supratemporal, traversé par la commissure sensorielle extrascapulaire, se voit sur l'holotype où il est légèrement déplacé au-dessus de l'épiotique et juste devant le sommet du posttemporal.

L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde sont présents et offrent le même développement que chez *P. avus*. Le parasphénoïde est édenté et dépourvu de processus basiptérygoïde.

L'holotype montre le palatin comme un gros renflement osseux situé juste au-dessus du maxillaire. Il n'est pas possible de voir si cet os était denté ou non. L'endoptérygoïde est long, très large, denté sur toute sa surface interne et surplombe, vers l'arrière, le carré. L'ectoptérygoïde est petit et court.

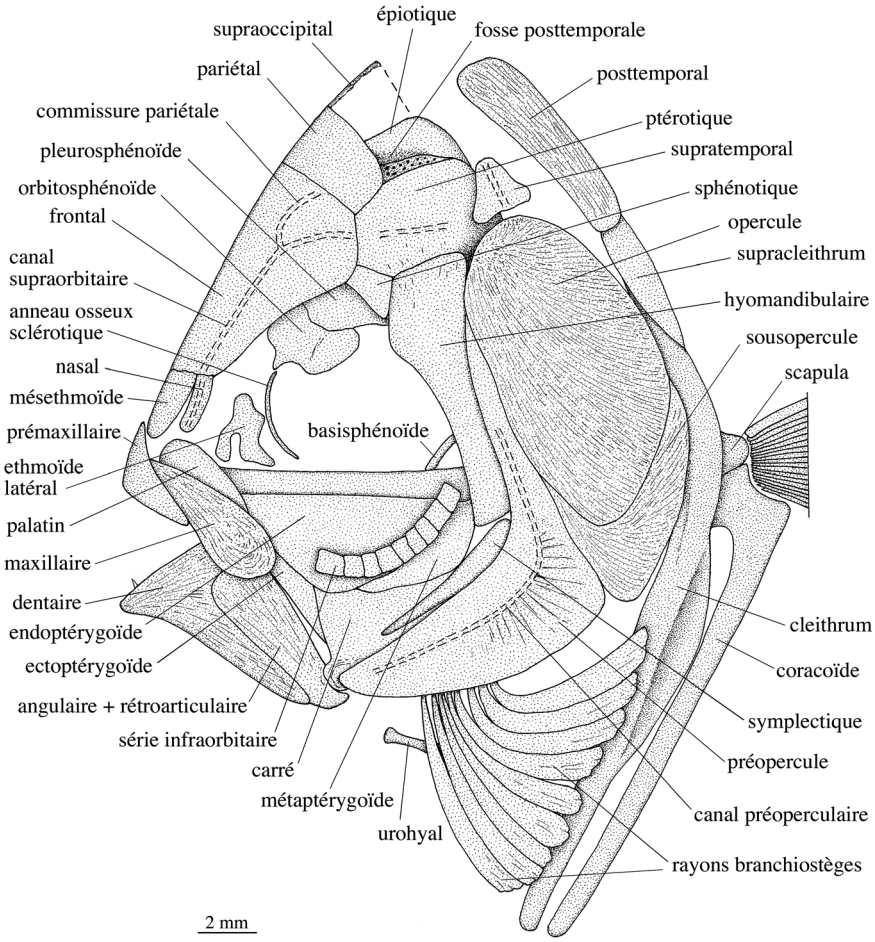

Figure 12. - *Protobrama woodwardi* sp. nov. Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après FSL-573084 (holotype), auquel se rapporte l'échelle, et FSL-573085. *[Reconstruction of the skull and the pectoral girdle in left lateral view from FSL-573084 (holotype), to which the scale refers, and FSL-573085.]*

Le métaptérygoïde est plus petit que chez *P. avus* mais, contrairement au cas de cette espèce, il est en contact avec le carré. Le processus quadrato-jugal est présent.

Les os des mâchoires sont ornementés de petites rides. Le prémaxillaire, édenté chez les deux exemplaires, possède un petit processus ascendant symphysaire. Il n'y a pas de supramaxillaire. La mandibule est plus courte mais aussi plus élevée et avec un processus coronoïde mieux marqué que chez *P. avus*. Le dentaire de l'holotype porte une seule petite dent pointue du même type que celles qui ornent les mâchoires de cette espèce. Le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire. L'articulation de la mandibule avec le carré se situe au niveau du milieu de l'orbite.

L'holotype montre les os circumorbitaires disposés en une suite d'une dizaine de petites lamelles rectangulaires comme chez *P. avus*.

Les os de la série operculaire forme un volet plus élevé que chez *P. avus* et la branche ventrale du préopercule, bien que plus large, n'est pas plus longue que la branche dorsale. Le préopercule ne recouvre pas le processus antéro-dorsal du sous-opercule. Il y a 9 rayons branchiostèges assez larges et rangés en éventail entre le préopercule et la partie ventrale du cleithrum.

Squelette hyoïdéo-branchial (Fig. 12). - L'hyomandibulaire est plus long et sa région dorsale moins large que chez *P. avus*. Le symplectique est allongé et l'urohyal est semblable à celui de cette espèce. Le reste du squelette hyoïdéo-branchial n'est pas connu.

Ceintures scapulaire et pelvienne (Fig. 12). - La ceinture scapulaire est du même type que celle de *P. avus*. Une différence se marque cependant au niveau du posttemporal qui est très allongé, assez étroit mais plus large à son sommet qu'à sa base et ornementé de petites rides. La branche ventrale du cleithrum et le coracoïde sont très longs. La scapula est petite. Les nageoires pectorales, insérées haut sur les flancs, comptent 19 rayons insegmentés chez l'holotype. Comme chez *P. avus*, la ceinture pelvienne est perdue chez *P. woodwardi*.

Squelette axial (Fig. 11). - Le squelette axial a la même morphologie que chez *P. avus* et compte 60 vertèbres, dont 23 abdominales et 37 caudales, y compris le demi-centre ural 2, chez l'holotype, et 59 vertèbres, dont 22 abdominales et 37 caudales, chez le paratype. L'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les corps vertébraux corres-

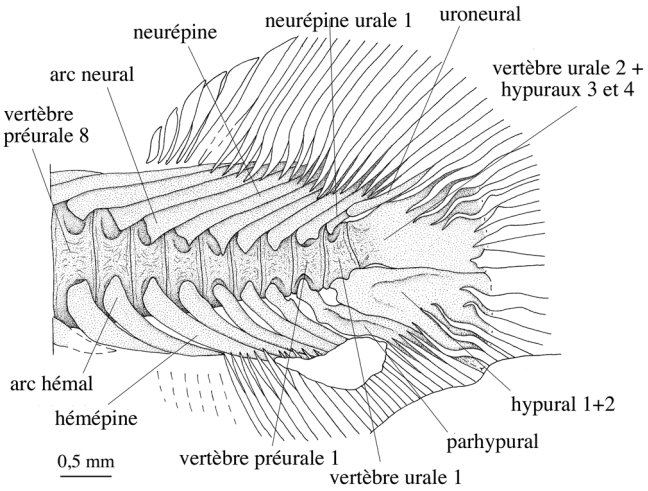

Figure 13. - *Protobrama woodwardi* sp. nov. Squelette caudal de FSL-573085. *[Caudal skeleton of FSL-573085.]*

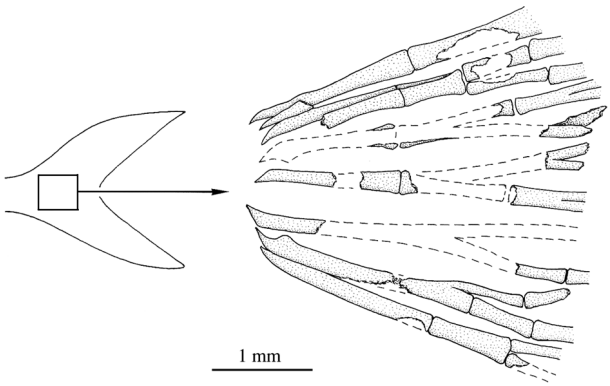

Figure 14. - *Protobrama woodwardi* sp. nov. Détail de la nageoire caudale de FSL-573084 (holotype) montrant la segmentation limitée à la partie basse des sept rayons les plus centraux. *[Caudal fin detail of FSL-573084 (holotype) showing the segmentation limited to the lower part of the seven more central rays.]*

pondants existe tout au long du squelette axial. Les hémapophyses de la région abdominale sont petites. Il y a 21 paires de côtes, la première correspondant à la troisième vertèbre chez l'holotype et à la deuxième chez le paratype. Comme chez *P. avus*, la plupart des côtes sont soudées aux hémapophyses (chez le paratype, les dernières côtes restent autogènes). Les neurépines et hémépines présentent les mêmes expansions aliformes antérieures et postérieures que chez *P. avus*. La même courbure de l'axe vertébral et les mêmes changements d'orientation des neurépines et des hémépines sont observables. Comme chez *P. avus*, la dernière vertèbre abdominale porte déjà une courte hémépine sur laquelle s'articule la dernière paire de côtes raccourcies. Dans la région du pédoncule caudal, les neurépines et les hémépines deviennent très courtes, puis s'allongent à nouveau quelque peu au niveau des ultimes vertèbres. On compte 10 supraneuraux entre la tête et le premier ptérygophore dorsal. Les épineuraux s'étendent depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure de la nageoire dorsale. Les premiers épineuraux montrent des extrémités antérieures fortement branchues. Il n'y a ni épicentraux, ni épipleuraux.

Nageoires impaires (Fig. 11). - Seul l'holotype possède des nageoires impaires complètes. La nageoire dorsale compte 75 rayons supportés par 72 ptérygophores. Les sept premiers rayons sont pointus et de taille croissante, les trois premiers étant très petits. À partir du huitième, les rayons sont branchus. Aucun de ces rayons n'est segmenté. Le premier ptérygophore, composé d'une seule branche et garni d'une petite aile antérieure, soutient les quatre premiers rayons. Les ptérygophores ultérieurs sont disposés suivant un rapport 1/1 avec les lépidotriches. Dans le premier tiers de la nageoire dorsale, les axonostes et mésonostes sont fusionnés. Au-delà, les mésonostes allongés se séparent des axonostes. L'origine de la nageoire dorsale se situe à l'aplomb de la quinzième vertèbre.

La nageoire anale comporte 83 rayons soutenus par 80 ptérygophores. On remarque la même avancée de cette nageoire, en dessous du *situs viscerum*, que chez *P. avus*, ainsi que le même allongement et la même orientation vers l'arrière des premiers ptérygophores, lesquels s'agglomèrent les uns aux autres et rejoignent les premières hémépines allongées ; les neuf premiers rayons sont pointus et de taille croissante, les trois premiers étant très petits. À partir du dixième, les rayons sont branchus. Il n'y a pas de segmentation. Le premier ptérygophore supporte les trois premiers rayons et le deuxième les deux rayons suivants. Les autres ptérygophores sont dans un rapport 1/1 avec les lépidotriches. Dans la première moitié de la nageoire anale, les axonostes et les mésonostes sont fusionnés. Au-delà, les longs mésonostes s'individualisent. L'origine de la nageoire anale se situe au niveau de la verticale des treizième ou quatorzième vertèbres.

Squelette caudal (Fig. 13, 14). - Le paratype présente un squelette caudal bien conservé et qui ressemble beaucoup à celui de *P. avus*. Ici aussi, les dernières vertèbres caudales deviennent de plus en plus petites, les épuraux ont disparu, il n'y a qu'une seule paire de courts uroneuraux et l'on ne trouve pas de cinquième hypural. L'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux persiste jusqu'à l'extrémité postérieure de l'axe caudal y compris, contrairement à *P. avus*, la très courte neurépine de la vertèbre urale 1. Deux autres différences se marquent avec *P. avus*. Les deux premiers hypuraux sont complètement fusionnés en une plaque hypurale ventrale articulée à la vertèbre urale 1. Les troisième et quatrième hypuraux, soudés au demi-centre ural 2, sont également fusionnés en une plaque hypurale dorsale et aucune ligne de suture ne persiste entre ces deux os.

La nageoire caudale est bilobée. Chez l'holotype, elle comporte 34 rayons dans le lobe supérieur, dont 16 branchus, et 30 rayons dans le lobe inférieur, dont 15 branchus. Les

sept rayons les plus centraux montrent une segmentation très limitée qui se marque uniquement dans les parties basses des lépidotriches. Comme chez *P. avus*, les rayons procurrents les plus antérieurs de chaque lobe s'élargissent quelque peu et se recouvrent légèrement à la manière de fulcres.

Écailles. - Les écailles de *Protobramus woodwardi* sont mal conservées mais paraissent identiques à celles de *P. avus*.

GENRE *EUSEBICHTHYS* GEN. NOV.

Diagnose

Protobramidé long de plus de 10 cm au museau court et élevé ; mâchoires édentées ; processus ascendant symphysaire du prémaxillaire présent ; forte crête sur le supraoccipital ; endoptérygoïde normalement développé et denté ; infraorbitaires vastes ; préopercule à branche ventrale courte et large et à branche dorsale très étroite ; rayons branchiostèges grêles sauf les deux derniers ; hauteur de la tête valant 106% de sa longueur ; hauteur maximum du corps entrant 1,7 fois dans la longueur standard ; posttemporal élevé, étroit ventralement, très élargi dorsalement et appliqué contre la crête du supraoccipital ; branche ventrale du cleithrum et hypocoracoïde courts ; nageoires pectorales insérées bas sur les flancs ; 7 supraneuraux ; 55 à 58 vertèbres, dont 29 abdominales et 26 à 29 caudales ; neurépines et hémépines pourvues pour la plupart d'expansions aliformes antérieures ; 23 à 26 paires de côtes ; épineuraux présents uniquement dans la région abdominale et montrant des extrémités antérieures élargies et branchues ; nageoire dorsale comptant 82 rayons et s'avançant près de la tête ; nageoire anale comptant de 53 à 60 rayons et s'avançant modérément en dessous de la partie postérieure du *situs viscerum* ; premiers ptérygophores anaux orientés obliquement vers l'arrière (mais beaucoup moins que chez *Protobrama*), agglomérés les uns aux autres et adossés aux premières longues hémépines ; axonostes et mésonostes des ptérygophores dorsaux et anaux fusionnés ; vertèbre urale 2 soudée à la plaque hypurale dorsale formée par les hypuraux 3 et 4 ; hypuraux 1 et 2 soudés au niveau de leurs têtes articulaires ; hypural 5 perdu ; une seule paire d'uroneuraux ; 18 rayons branchus à la nageoire caudale dont seuls les sept ou huit plus centraux sont segmentés dans leur partie basse.

Derivatio nominis. - Le genre est dédié à Eusèbe de Césarée, le célèbre évêque palestinien des IIIe et IVe siècles, ami de l'empereur Constantin Ier, qui, le premier, mentionna les poissons fossiles du Liban dans ses Chroniques. Le mot grec "ichthys" est joint à son nom.

Espèce-type. - *Eusebichthys byblosi* sp. nov., du Cénomanien inférieur du Liban.

Eusebichthys byblosi sp. nov.
(Figs 15-20)

Diagnose

Voir celle du genre (monospécifique).

Derivatio nominis. - Le nom de l'espèce fait référence à l'ancienne ville de Byblos aujourd'hui appelée Jbail.

Matériel

Holotype. - MNHN-HAK-306, spécimen long de 119 mm, vu par la face droite, auquel manque le bout du museau, le sommet du toit crânien, le début du dos et de la nageoire, provenant de Haqil.

Paratype. - ABSA-1, spécimen complet de 137 mm de longueur totale et de 105 mm de longueur standard, vu par la face droite, provenant de Haqil.

Morphométrie. - (en % de la longueur standard) (Figs 1, 15, 16).

	Paratype
Longueur totale	-
Longueur standard	105 mm
Longueur de la tête	34,30%
Hauteur de la tête	36,30%
Hauteur maximum du corps	59,80%
Longueur prédorsale	27,10%
Longueur préanale	61,50%
Longueur de la base de la nageoire dorsale	68,00%
Longueur de la base de la nageoire anale	41,60%

Horizon et localité. - Cénomanien inférieur de Haqil, Liban.

Description

Crâne (Fig. 17). - Le mésethmoïde, les nasaux et le vomer ne sont conservés sur aucun des deux exemplaires connus. La forme du prémaxillaire, la brièveté du frontal et les positions respectives de ces deux os montrent néanmoins que le museau devait être busqué. Un fragment de l'ethmoïde latéral est visible sur l'holotype en avant de l'orbite.

Le toit crânien manque en grande partie sur l'holotype et est très abîmé sur le paratype. Le frontal est court et large. Le crâne est médio-pariétal. Le ptérotique est ornementé. Le supraoccipital porte une longue crête médiane pointue. Le sphénotique est petit. L'épiotique et l'arrière du ptérotique sont mal conservés, ce qui empêche de distinguer la fosse temporale. Le supratemporal n'est pas connu. Un petit tronçon du canal sensoriel supraorbitaire s'observe sur le frontal du paratype.

L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde sont petits. Il n'y a pas de septum interoculaire osseux.

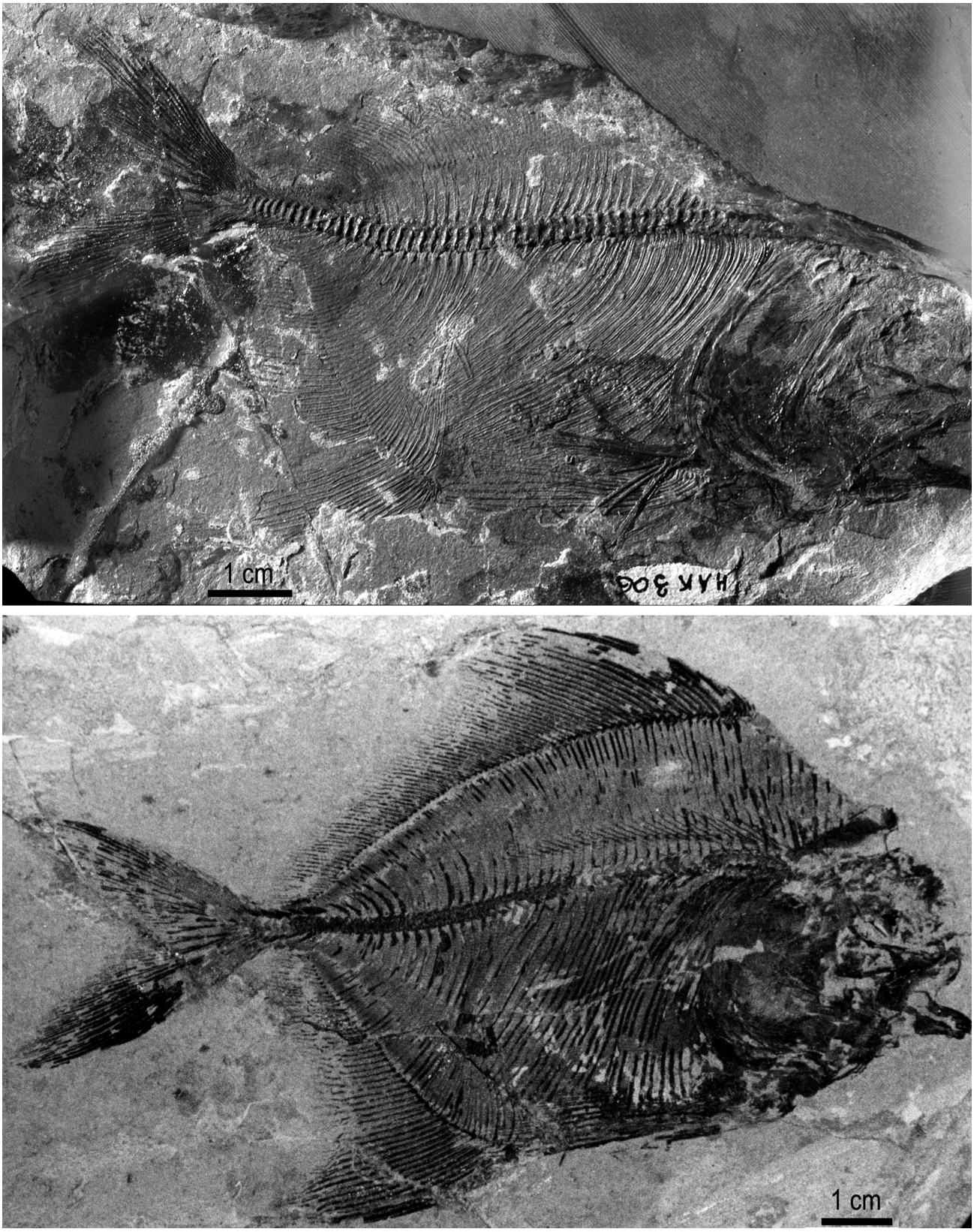

Figure 15. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. **A** : Holotype MNHN-HAK-306 ; **B** : Paratype ABSA-1.

Le parasphénoïde est édenté et dépourvu de processus basiptérygoïde. Les prootiques, les exoccipitaux, le basioccipital et les éventuels intercalaires ne sont pas connus.

Le palatin n'est pas conservé. L'endoptérygoïde est triangulaire, assez large mais nettement moins vaste que chez *Protobrama* et il ne chevauche pas le carré. L'holotype montre des traces d'implantations dentaires sur l'endoptérygoïde. L'ectoptérygoïde est étroit et édenté. Le métaptérygoïde est vaste. Le carré est triangulaire. Un processus quadrato-jugal n'est pas observable mais celui-ci est peut-être caché sous le préopercule.

Les mâchoires des deux exemplaires sont édentées. Le prémaxillaire et le maxillaire bordent la bouche. L'articulation entre ces deux os se fait par simple contact sans qu'il y ait formation de processus articulaires sur l'une ou l'autre pièce. Le prémaxillaire du paratype porte un processus ascendant symphysaire légèrement courbe, ce qui correspond à la forme busquée du museau. Il n'y a pas de supramaxillaire. La mandibule est proportionnellement plus petite et plus étroite que chez *Protobrama*. Elle est de forme triangulaire, très amincie vers l'avant et plus élevée dans la région coronoïde. L'holotype montre que le rétroarticulaire est fusionné à l'angulaire et qu'il n'y a pas d'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire sur la face externe de l'angulaire. L'articulation de la mandibule et du carré se situe au niveau postérieur de l'orbite.

Un grand fragment d'infraorbitaire couvrant une partie du métaptérygoïde s'observe sur le paratype. Plus en avant sur l'endoptérygoïde s'observe aussi la faible empreinte de deux autres infraorbitaires à surface légèrement ornementée. Il n'est pas possible de déterminer la forme et le nombre des os orbitaires mais il est certain qu'ils sont assez grands et non pas divisés en une chaîne de petits osselets comme chez *Protobrama*. Un fin anneau osseux sclérotique s'observe dans l'orbite de l'holotype.

L'opercule est grand, ovale, plus haut que long et ornementé de nombreuses petites rides. Le sous-opercule est peu élevé et orienté très obliquement. Le préopercule présente une branche dorsale longue et très étroite et une branche ventrale courte mais très large au niveau de laquelle le canal sensoriel préopercule émet des ramifications fines et nombreuses. L'interopercule est inconnu. Les rayons bran-

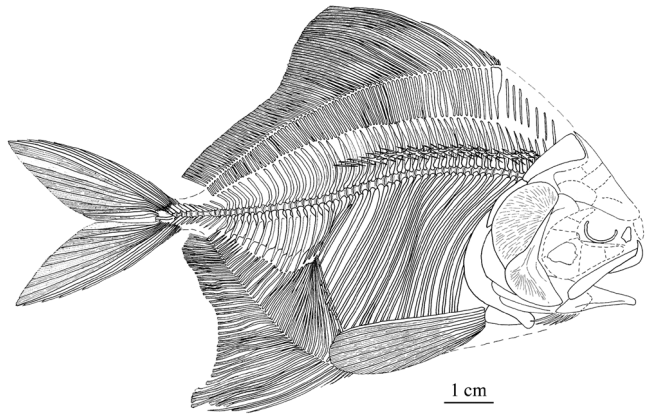

Figure 16. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. Reconstitution générale en vue latérale droite d'après MNHN-HAK-306 (holotype) et ABSA-1, auquel s'applique l'échelle. *[General reconstruction in right lateral view from holotype MNHN-HAK-306 and ABSA-1, to which the scale refers.]*

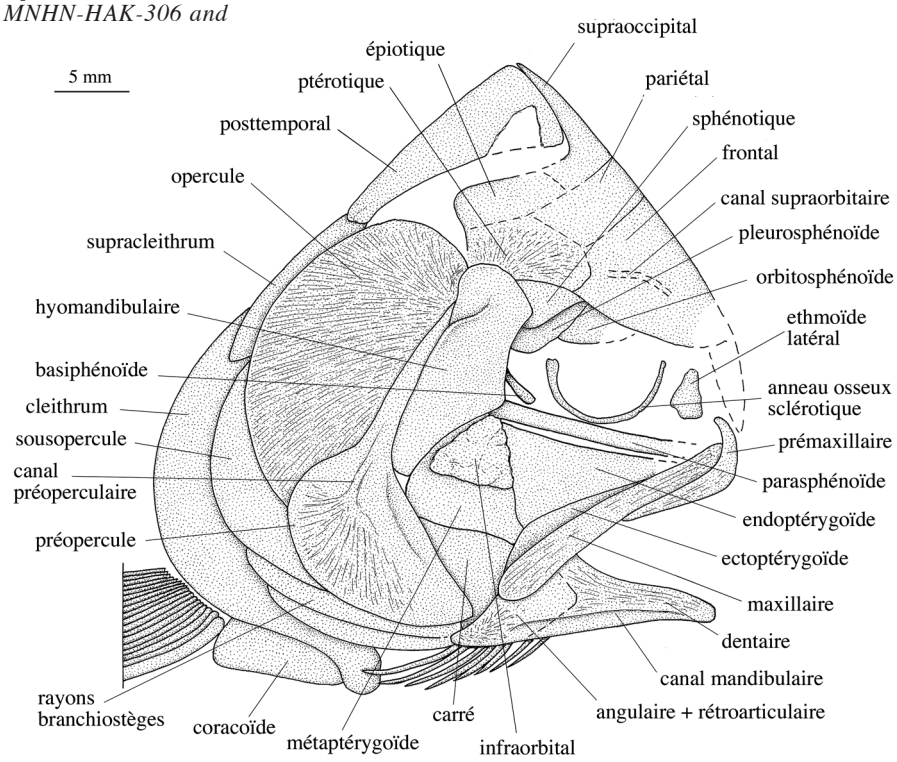

Figure 17. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale droite d'après MNHN-HAK-306 (holotype), auquel s'applique l'échelle, et ABSA-1. *[Reconstruction of the skull and the pectoral girdle in right lateral view from MNHN-HAK-306 (holotype), to which the scale refers, and ABSA-1.]*

chiostèges ne sont que partiellement conservés chez les deux spécimens connus. On en compte 9 chez l'holotype. Les premiers rayons sont courts et grêles, tandis que les deux derniers s'élargissent et s'allongent quelque peu.

Squelette hyoïdéo-branchial (Fig. 17). - L'hyomandibulaire est bien conservé chez l'holotype. C'est un os assez étroit, modérément allongé, quelque peu élargi dorsalement pour former un long condyle articulaire unique. Une aile osseuse orne le bord antérieur de l'os. Le processus opercularis n'est qu'un simple renflement. Le reste du squelette hyoïdéo-branchial est inconnu.

Ceintures (Fig. 17). - La ceinture scapulaire diffère fortement de celle de *Protobrama* car la branche ventrale du cleithrum et l'hypocoracoïde restent relativement courts, les nageoires pectorales étant insérées bas sur les flancs. Ces nageoires sont très longues et leur extrémité postérieure empiète sur le début de la nageoire anale. On compte au moins 13 rayons pectoraux chez l'holotype et au moins 12 chez le paratype mais ce petit nombre de rayons n'est peut-être dû qu'aux aléas de la fossilisation. Le posttemporal ressemble à celui de *P. woodwardi* ; il s'en distingue par le fort élargissement de sa partie dorsale qui s'articule sur la crête du supraoccipital. Il n'y a pas de postcleithrum. Comme chez *Protobrama*, la ceinture pelvienne fait défaut.

Squelette axial (Figs 16, 18). - Comme chez *Protobrama*, l'axe vertébral n'est pas rectiligne mais présente une certaine courbure. L'holotype possède 55 vertèbres, dont 29 abdominales et 26 caudales, y compris le demi-centre ural 2, tandis que le paratype en montre 58, dont 29 abdominales et 29 caudales. La gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les corps vertébraux correspondants touche le squelette axial sur toute sa longueur. Les premières neurépines sont bifides. Dans la région abdominale, les neurépines, sauf les premières, portent des expansions aliformes antérieures qui forment un septum osseux complet. Au début de la région caudale, ces lamelles osseuses régressent et finissent par disparaître aux environs de la quarantième vertèbre. En avant du pédoncule caudal, les hémépines portent des expansions aliformes antérieures assez marquées et des expansions postérieures nettement plus réduites. On trouve 24 paires de côtes chez l'holotype et 26 chez le paratype. Ces côtes sont soudées aux hémapophyses. Les épineuraux sont présents depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau des dernières vertèbres abdominales. Ils montrent des extrémités antérieures élargies et branchues, sauf les derniers. Il n'y a ni épicentraux, ni épipleuraux.

Nageoires impaires (Figs 16, 19). - La nageoire dorsale est bien conservée sur le paratype. Elle est très longue, très haute

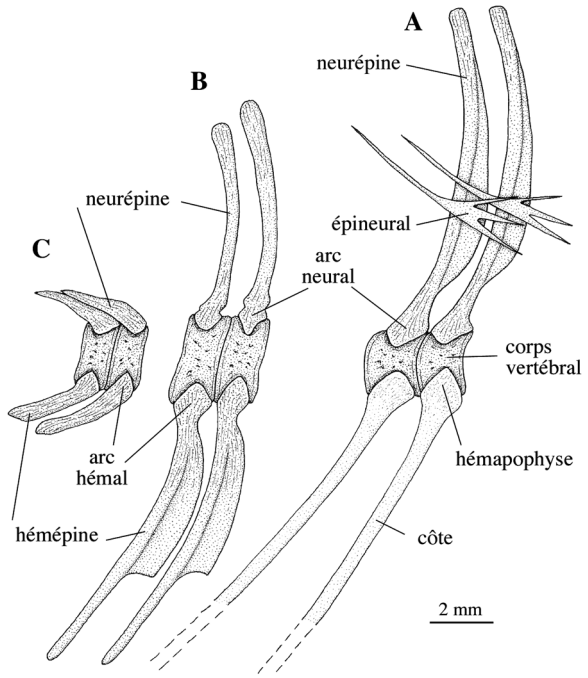

Figure 18. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. Reconstitution des vertèbres en vue latérale droite. **A** : Milieu de la région abdominale ; **B** : Début de la région caudale ; **C** : Début du pédoncule caudal. (A: ABSA-1; B, C: holotype MNHN-HAK-306). *[Vertebral reconstruction in right lateral view.* ***A****: Middle of the abdominal region;* ***B****: Beginning of the caudal region;* ***C****: Beginning of the caudal peduncle (A: ABSA 1; B, C: holotype MNHN-HAK-306.]*

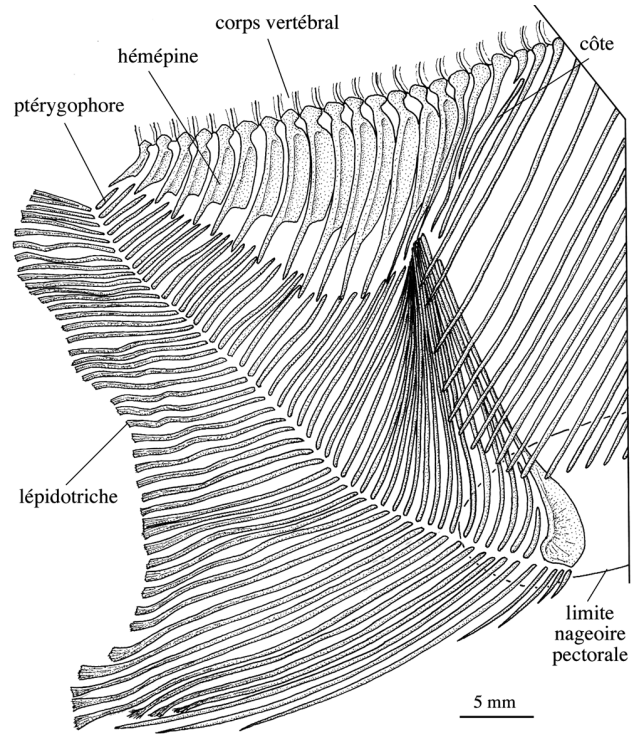

Figure 19. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. Reconstitution de la nageoire anale en vue latérale droite d'après MNHN-HAK-306 (holotype) et ABSA-1, auquel se rapporte l'échelle. *[Reconstruction of the anal fin in right lateral view from MNHN-HAK-306 (holotype) and ABSA-1, to which the scale refers.]*

à ses débuts et nettement plus proche de la tête que chez *Protobrama* puisque son origine se situe à l'aplomb des neuvième ou dixième vertèbre. Elle compte 82 rayons et est soutenue par 78 ptérygophores. Les 8 premiers rayons sont pointus et de taille croissante, les tous premiers étant très petits ; les autres rayons sont branchus. Aucun rayon n'est segmenté. Le premier ptérygophore, constitué d'une seule branche, est le plus long et porte une expansion aliforme antérieure et soutient les cinq premiers rayons. Les suivants sont disposés dans un rapport 1/1 avec les lépidotriches. Les axonostes et les mésonostes sont soudés. Il y a généralement deux ptérygophores intercalés entre deux neurépines successives.

La nageoire anale compte 60 rayons chez l'holotype dont les 7 premiers sont pointus et de taille croissante, tandis que les 53 autres sont branchus, et est supportée par 54 ptérygophores. Chez le paratype, la nageoire anale est un peu moins longue. On compte 49 rayons, débutant par 3 pointus suivis de 46 branchus, et supportés également par 49 ptérygophores. Cependant, les plus petits et les plus antérieurs des rayons pointus manquent, le substrat ayant été endommagé à cet endroit. Il devait donc y avoir une bonne cinquantaine de rayons au total chez cet exemplaire. Aucun rayon n'est segmenté. L'origine de la nageoire anale se situe à la verticale de la trentième à la trente-deuxième vertèbres. Le début de la nageoire anale s'avance en dessous de l'extrémité postérieure du *situs viscerum* mais ce glissement antérieur est beaucoup moins prononcé que chez *Protobrama*. Les premiers ptérygophores s'allongent, s'orientent obliquement vers l'arrière, s'agglomèrent les uns aux autres et s'appuient sur les premières longues hémépines. Mais, ici aussi, l'allongement et l'orientation oblique de ces premiers ptérygophores sont bien moins importants que chez *Protobrama*. Les axonostes et mésonostes sont fusionnés. Dans la portion plus postérieure de la nageoire anale, il y a au moins deux et souvent même trois ptérygophores qui s'intercalent entre deux hémépines successives.

Squelette caudal (Fig. 20). - Le complexe urophore est assez bien conservé chez les deux exemplaires connus. Il ressemble beaucoup à celui de *P. avus*. Les dernières vertèbres s'amenuisent progressivement. Les derniers arcs neuraux et hémaux sont tous articulés sur leurs centres vertébraux respectifs. Les dernières neurépines et hémépines ainsi que le parhypural sont proportionnellement beaucoup plus épais que chez *Protobrama*. Les vertèbres préurale 1 et urale 1 portent encore une neurépine. Il n'y a pas d'épuraux. Un seul uroneural, dont l'extrémité antérieure atteint la limite entre les vertèbres urales 1 et 2, est présent. Le premier hypural est plus large que le deuxième. Ces deux hypuraux ventraux sont soudés par leurs têtes articulaires, séparés l'un de l'autre au-delà et articulés à la face ventrale de la vertèbre urale 1. Les hypuraux 3 et 4 sont fusionnés en une plaquette hypurale dorsale, elle-même soudée au demi-centre ural 2. Il n'y a pas d'autres hypuraux libres au-dessus de la plaquette

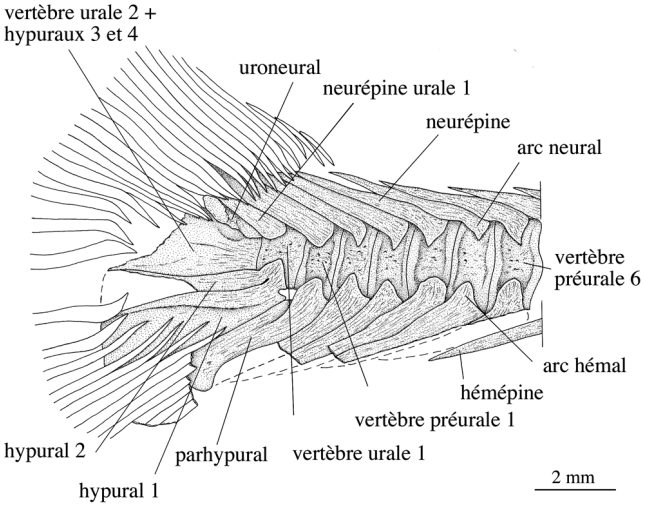

Figure 20. - *Eusebichthys byblosi* gen. et sp. nov. Squelette caudal de MNHN-HAK-306 (holotype). *[Caudal skeleton of MNHN-HAK-306 (holotype).]*

hypurale.

La nageoire caudale est plus complète sur le paratype que sur l'holotype où une partie du lobe ventral manque. Elle est bilobée et compte 44 rayons dont 23 dans le lobe supérieur et 21 dans lobe inférieur. Les 18 rayons centraux, 9 dans chaque lobe, sont branchus, tandis que les autres sont pointus. Ces rayons branchus présentent encore une segmentation mais très réduite et limitée à la partie moyenne des lépidotriches, la division ne portant que sur deux ou trois articles. À l'inverse de *Protobrama*, il n'y a pas d'élargissement marqué des rayons procurrents les plus antérieurs.

Écailles. - Le revêtement écailleux n'a laissé que de vagues empreintes qui ne permettent pas de définir la forme ni la taille des écailles mais qui montrent néanmoins que celles-ci s'étendaient sur les bases des nageoires impaires.

GENRE *ABISAADICHTHYS* GEN. NOV.

Diagnose

Protobramidé de moins de 10 cm de long ; museau busqué ; mésethmoïde allongé, étroit, courbé et muni de processus latéraux ; supraoccipital garni d'une forte crête ; prémaxillaire pourvu d'un processus ascendant symphysaire ; palatin denté ; endoptérygoïde normalement développé et denté ; infraorbitaires vastes ; préopercule à branche ventrale courte ; rayons branchiostèges grêles ; supratemporal réduit à son composant neurodermique ; posttemporal haut et étroit ; hauteur de la tête valant 113% de sa longueur ; hauteur maximum du corps entrant 1,7 fois dans la longueur standard ; branche ventrale du cleithrum et hypocoracoïde courts ; nageoires pectorales insérées bas sur les flancs ; ceinture pelvienne présente en position thoracique ; 9 supraneuraux ; 40 vertèbres, dont 16 abdominales et 24 caudales ; neurépines dépourvues d'expansions aliformes ; 12 paires de

côtes soudées aux hémapophyses ; épineuraux présents depuis la tête jusqu'au niveau du milieu de la nageoire dorsale, la plupart branchus antérieurement ; nageoire dorsale comptant 47 rayons ; nageoire anale comptant 30 rayons et débutant à l'arrière du *situs viscerum* ; premiers ptérygophores anaux orientés verticalement et non agglomérés les uns aux autres, le premier se situant dans le prolongement des deux premières hémépines allongées ; axonostes et mésonostes des ptérygophores dorsaux et anaux soudés ; vertèbre urale 2 autogène, non soudée à la plaquette hypurale dorsale formée par les hypuraux 3 et 4 ; hypuraux 1 et 2 indépendants l'un de l'autre ; hypural 5 autogène ; trois paires d'uroneuraux dont la première élargie en stéguraux ; nageoire caudale comportant 19 rayons principaux segmentés dont 17 (9 + 8) branchus.

Derivatio nominis. - Le genre est dédié à la famille Abi Saad, propriétaire des gisements de Haqil et de Hgula, dont les fouilles récentes ont permis la découverte des nouveaux Protobramidae. Le nom grec "ichthys", poisson, est ajouté à leur patronyme.

Espèce-type. - *Abisaadichthys libanicus* sp. nov., ici désignée, du Cénomanien inférieur de Hgula.

Abisaadichthys libanicus sp. nov.
(Figs 21-27)

Diagnose

Voir celle du genre (monospécifique).

Derivatio nominis. - Le nom de l'espèce fait référence au Liban.

Matériel

Holotype. - FSL-573086, spécimen complet, face gauche, de 70 mm de longueur totale et de 55 mm de longueur standard, provenant de Hgula, Liban.

Morphométrie. - (en % de la longueur standard) (Figs 1, 21, 22).

Longueur de la tête (opercule compris)	38,40%
Hauteur de la tête	43,40%
Hauteur maximum du corps	60,40%
Longueur prédorsale	55,70%
Longueur préanale	55,80%
Longueur de la base de la nageoire dorsale	46,20%
Longueur de la base de la nageoire anale	38,90%

Description

Crâne (Fig. 23). - Le museau est busqué mais la fossilisation l'a disloqué, tandis que la partie antérieure du toit crânien a subi un mouvement de bascule vers l'arrière. Le mésethmoïde est constitué par l'unique dermethmoïde, lequel est mince, de forme courbe et porte des petits processus latéraux orientés vers l'arrière. Plus en arrière, l'ethmoïde latéral est un os épais, plus haut que large. L'espace compris entre ces deux os ethmoïdiens devait être rempli par du cartilage chez le poisson vivant. Le nasal, visible entre le sommet du mésethmoïde et le bout du frontal, est réduit à son composant neurodermique. Le vomer n'est pas connu.

Le toit crânien est triangulaire. Les frontaux sont larges. Les pariétaux, vastes et en contact médian, déterminent un crâne médio-pariétal. Le grand supraoccipital porte une forte crête médiane pointue. Le ptérotique est élevé. Le sphénoti-

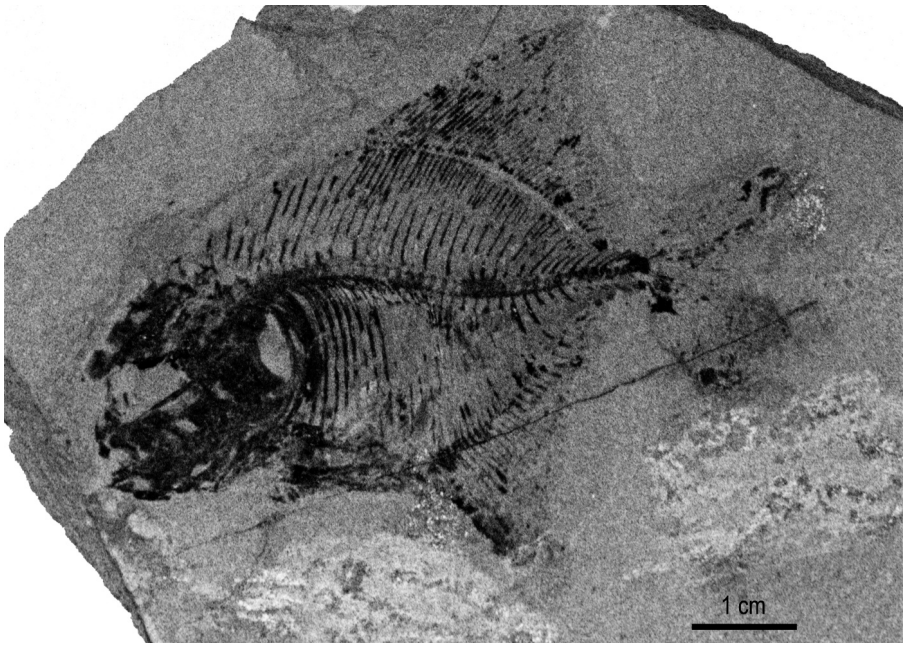

Figure 21. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Holotype FSL-573086.

que est mal conservé ; il n'en reste qu'un nodule osseux au contour indéfinissable. La fosse posttemporale s'ouvre entre l'épiotique, le ptérotique et le pariétal, ce dernier os la couvrant dorsalement. Le supratemporal est réduit à son composant neurodermique. Les canaux sensoriels supraorbitaire et otique ne sont pas visibles.

L'orbitosphénoïde, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde sont présents mais de petite taille et il n'y a pas de septum osseux interorbitaire. Le parasphénoïde est édenté et dépourvu de processus basiptérygoïde. Les prootiques, les exoccipitaux, le basioccipital et les éventuels intercalaires ne sont pas connus.

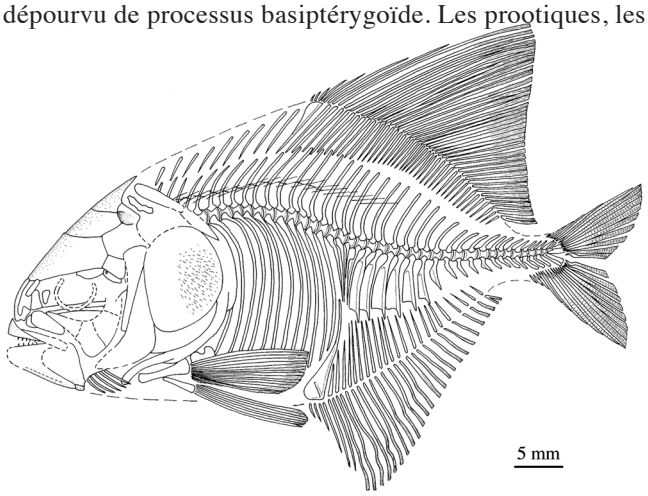

Figure 22. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Reconstitution en vue latérale gauche d'après FSL-573086 (holotype). *[Reconstruction in left lateral view from FSL-573086 (holotype).]*

Le palatin et l'endoptérygoïde, qui garde des proportions modérées, portent des traces d'implantation de petites dents. L'ectoptérygoïde est édenté. Le métaptérygoïde est bien développé. Seuls de vagues débris subsistent du carré.

La mâchoire supérieure est en grande partie conservée en empreinte. Le prémaxillaire et le maxillaire bordent tous deux la bouche. Le prémaxillaire est étroit, allongé et garni d'un petit processus ascendant symphysaire dont la pointe est cachée par le processus latéral du mésethmoïde. Le bord oral de ce prémaxillaire montre les bases de plusieurs petites dents. Le maxillaire est étroit, édenté et dépourvu d'élargissement articulaire antérieur. Il n'y a pas de supramaxillaire. La mandibule est courte et élevée dans la région de l'angulaire. L'articulation mandibulo-quadratique se situe au niveau du milieu de l'orbite. Le bord oral du dentaire est rectiligne, s'élève de façon régulière et porte quelques petites dents pointues. L'articulaire n'est pas connu. Le rétroarticulaire est petit, autogène, contrairement aux autres Protobramidae où il se soude à l'angulaire, et ne participe pas à la formation de la fossette articulaire pour le carré. Un segment du canal sensoriel mandibulaire se voit sur le dentaire. On observe aucune ouverture postérieure pour ce canal sur la face externe de l'angulaire, pourtant bien conservé à cet endroit. Il est donc probable que cette ouverture se situait à la face interne de l'angulaire.

Un petit os assez mince situé derrière l'ethmoïde latéral

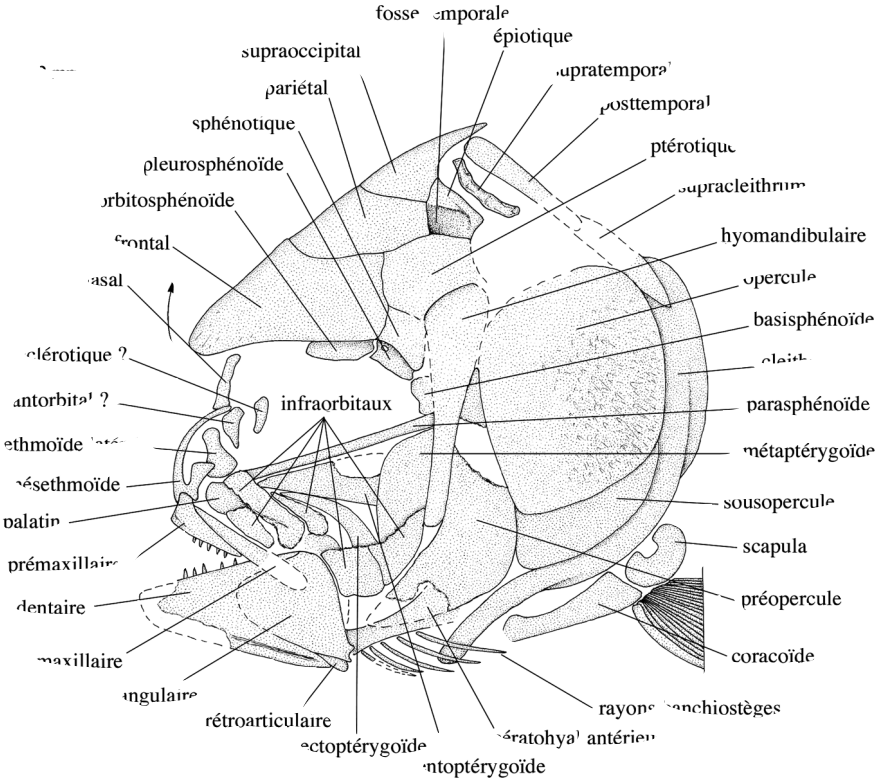

Figure 23. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Reconstitution du crâne et de la ceinture scapulaire en vue latérale gauche d'après FSL-573086 (holotype). La flèche rappelle le mouvement de bascule vers le haut que le toit crânien a subi durant le processus de fossilisation. *[Reconstruction of the skull and the pectoral girdle in left lateral view from FSL-573086 (holotype). The arrow indicates the upward movement undergone by the skull roof during the fossilisation process.]*

est probablement l'antorbitaire. Un autre petit fragment osseux situé encore un peu plus en arrière dans l'orbite pourrait être un fragment d'anneau osseux sclérotique. Des morceaux de grands infraorbitaires recouvrent partiellement les os de l'arc palato-carré. Il n'est pas possible de définir la forme exacte et le nombre de ces os mais il est sûr qu'il n'y avait pas de fragmentation des infraorbitaires en une chaîne de petits osselets comme chez *Protobrama*.

L'opercule, vaste et plus ou moins arrondi, surplombe le sousopercule, allongé mais nettement plus étroit. Le préopercule n'est que partiellement conservé. Il est très large dans sa portion moyenne et sa position par rapport à la mandibule indique que sa branche ventrale était assez courte. L'interopercule n'est pas connu. Des fragments de cinq rayons branchiostèges grêles sont visibles sous le cératohyal. Ce petit nombre de rayons est peut-être dû aux aléas de la fossilisation.

Squelette hyoïdéo-branchial (Fig. 23). - L'hyomandibulaire est mal conservé. On distingue la trace de sa longue branche ventrale étroite et sa partie dorsale articulaire paraît n'être que très modérément élargie. On observe également une partie du cératohyal antérieur.

Ceintures (Figs 23, 24). - La ceinture scapulaire se compose des mêmes os que chez les deux autres genres de Protobramidae. Le posttemporal est haut et étroit, comme chez *Protobrama woodwardi*. Il est dépourvu de l'élargissement dorsal très marqué que l'on trouve chez *Eusebichthys*. Comme chez ce dernier genre, mais à l'encontre de *Protobrama*, la branche ventrale du cleithrum et l'hypocoracoïde sont courts et les nageoires pectorales sont insérées bas sur les flancs. La nageoire pectorale est longue, atteint le niveau du premier ptérygophore anal et compte 21 rayons.

Contrairement à *Protobrama* et *Eusebichthys*, *Abisaadichthys* possède encore une ceinture pelvienne, laquelle est en position thoracique en dessous de la ceinture scapulaire.

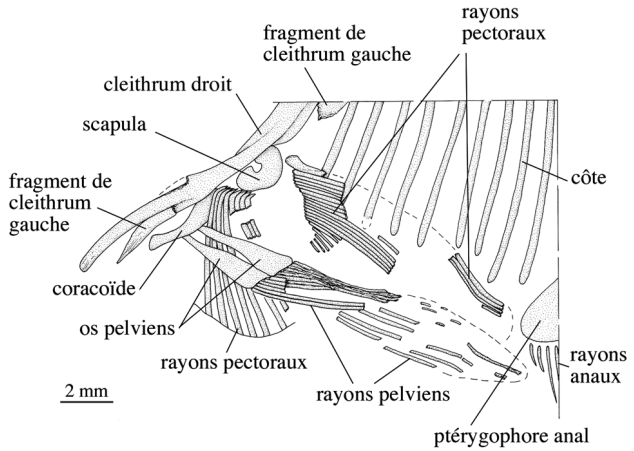

Figure 24. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Partie de la ceinture scapulaire et ceinture pelvienne de FSL-573086 (holotype). *[Part of the pectoral girdle and pelvic girdle of FSL-573086 (holotype).]*

Les os pelviens sont petits, assez étroits et disposés horizontalement. Les nageoires pelviennes, dont l'origine est un peu postérieure à celle des nageoires pectorales, sont longues, plus de deux fois la longueur des os pelviens, et atteignent vers l'arrière le niveau du premier ptérygophore anal. L'état de conservation ne permet pas de dénombrer les lépidotriches pelviens.

Squelette axial (Figs 22, 25). - Le squelette axial comporte 40 vertèbres, dont 16 abdominales et 24 caudales, y compris le centre ural 2. Comme chez les deux autres genres de Protobramidae, l'axe vertébral présente une certaine courbure et les arcs sont articulés et non pas soudés avec les centres vertébraux correspondants tout au long du squelette axial. Contrairement à *Protobrama*, les neurépines sont toutes orientées obliquement vers l'arrière et dépourvues d'expansions aliformes. Les hémapophyses de la région abdominale sont petites. Les hémépines sont bien développées dès les premières vertèbres abdominales et celles des vingtième à vingt-sixième vertèbres possèdent une vaste expansion aliforme antérieure, ce qui forme, à ce niveau, un septum osseux complet. Les premières hémépines restent à peu près

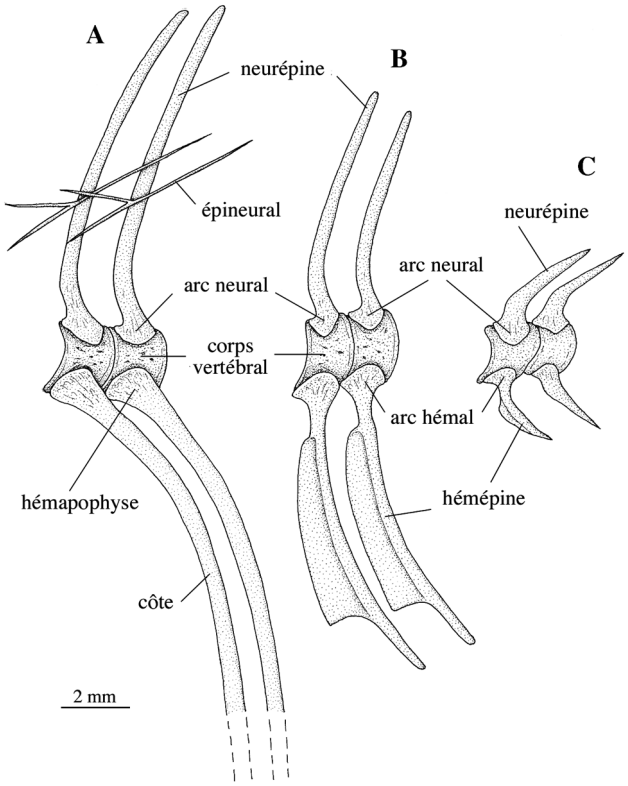

Figure 25. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Reconstitution des vertèbres en vue latérale gauche d'après FSL-573086 (holotype). **A** : Milieu de la région abdominale ; **B** : Début de la région caudale ; **C** : Début du pédoncule caudal. *[Vertebral reconstruction in left lateral view from FSL-573086 (holotype). **A**: Middle of the abdominal region; **B**: Beginning of the caudal region; **C**: Beginning of the caudal peduncle.]*

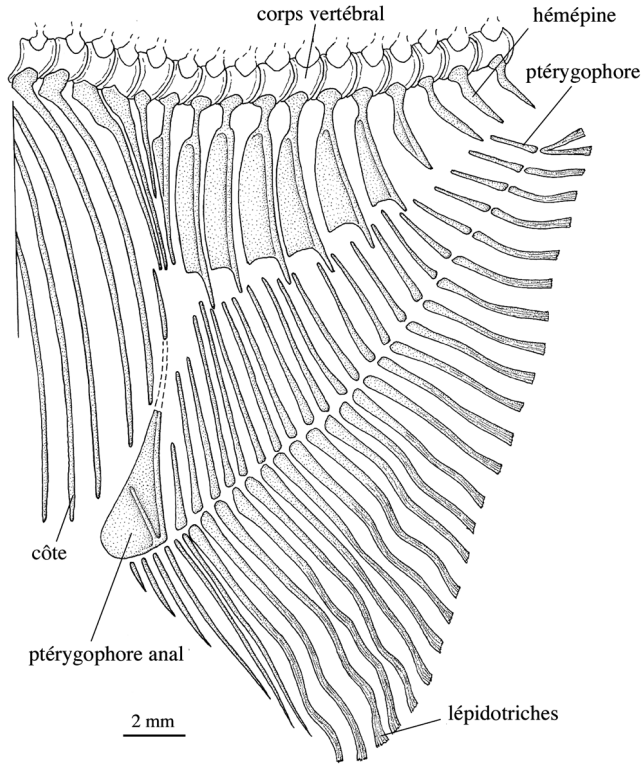

Figure 26. - *Abisaadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Nageoire anale de FSL-573086 (holotype). *[Anal fin of FSL-573086 (holotype).]*

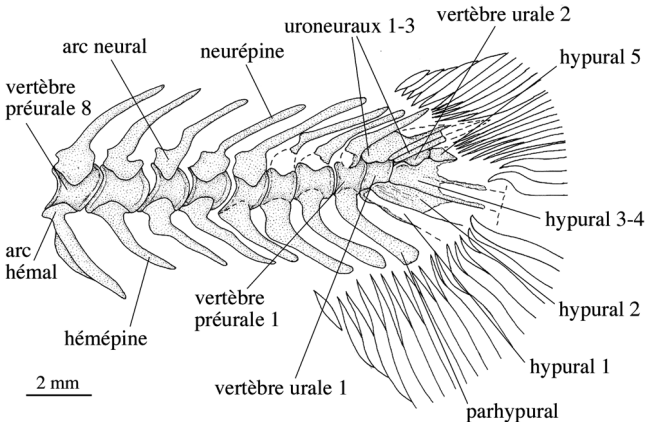

Figure 27. - *Abissadichthys libanicus* gen. et sp. nov. Squelette caudal de FSL-573086 (holotype). *[Caudal skeleton of FSL-573086 (holotype).]*

verticales et ne présentent pas la courbure vers l'avant qu'on observe chez *Protobrama*. Les neurépines et hémépines diminuent progressivement de taille vers l'arrière des nageoires dorsale et anale et deviennent très courtes au niveau du pédoncule caudal. Il y a 12 paires de longues côtes qui sont visibles, la première correspondant à la cinquième vertèbre. Elles sont soudées aux hémapophyses. Entre la tête et le premier ptérygophore, on compte 9 supraneuraux. La série des épineuraux s'étend depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau de la vingt-et-unième vertèbre, soit à peu près à la mi-longueur de la nageoire dorsale. Ces épineuraux longs et fins ont des extrémités antérieures fourchues, sauf les derniers. Il n'y a ni épicentraux, ni épipleuraux.

Nageoires impaires (Figs 22, 26). - La nageoire dorsale, à 47 rayons, est soutenue par 42 ptérygophores dont le premier demeure simple quoique orné d'une petite expansion aliforme antérieure. Les sept premiers rayons sont courts, pointus, de taille croissante et sont portés par les deux premiers ptérygophores. Les rayons suivants sont branchus et disposés dans un rapport 1/1 avec les ptérygophores. Aucun rayon n'est segmenté. Tout au long de la nageoire, les axonostes et mésonostes des ptérygophores sont fusionnés comme chez *Eusebichthys* mais à l'inverse de *Protobrama*. Il y a généralement deux et même parfois trois ptérygophores entre deux neurépines successives. L'origine de la nageoire dorsale se situe à l'aplomb de la seizième à la dix-septième vertèbre.

La nageoire anale comporte 30 rayons et est supportée par 24 ptérygophores. Contrairement à *Protobrama* et *Eusebichthys*, il n'y a pas de glissement antérieur de la nageoire anale en dessous du *situs viscerum* ; les premiers ptérygophores gardent une orientation à peu près verticale et ne s'agglomèrent pas les uns aux autres. Les six premiers rayons sont pointus et de taille croissante, quoique plus courts que les rayons branchus qui les suivent. Les sept premiers rayons sont soutenus par les deux premiers ptérygophores. Tous les rayons sont insegmentés. Le premier ptérygophore est le plus long de la série. Il possède deux branches dont l'antérieure plus courte sert de soutien à une vaste expansion aliforme antérieure qui l'englobe totalement. Sa longue branche postérieure, légèrement incurvée vers l'arrière, rejoint les pointes des deux premières hémépines. Le deuxième ptérygophore est beaucoup plus court. Les quelques ptérygophores suivants redeviennent allongés, tandis que les derniers de la série se raccourcissent à nouveau progressivement. C'est là une architecture qui rappelle de très près le complexe hémaxanal de type 3 convergent (Blot, 1968 : fig. 2a). Ici aussi, il n'y a pas de séparation entre les axonostes et les mésonostes des ptérygophores. L'origine de la nageoire anale est située à la verticale de la quatorzième à la quinzième vertèbre.

Squelette caudal (Fig. 27). - Les dernières vertèbres caudales s'amenuisent progressivement. L'articulation des arcs sur les centres se maintient jusqu'au bout de l'axe caudal. Toutefois, l'état de conservation ne permet pas d'assurer que cette gomphose existait également au niveau des trois dernières hémépines et du parhypural. Les ultimes neurépines et hémépines sont séparées les unes des autres et non pas contiguës comme chez *Protobrama* et *Eusebichthys*. La vertèbre préurale 1 porte une neurépine complète. Le parhypural n'est pas plus large que les hémépines qui le précèdent. Il n'y a pas d'épuraux. Les vertèbres urales 1 et 2 sont autogè-

nes et gardent un développement important. Les deux hypuraux ventraux sont indépendants l'un de l'autre, assez étroits et s'articulent à la vertèbre urale 1. Les troisième et quatrième hypuraux sont fusionnés en une plaque hypurale mais la suture entre les deux os demeure visible. Cette plaque est articulée avec, et non pas soudée à, la vertèbre urale 2 qui demeure autogène et bien développée. La tête articulaire de cette plaque s'évase et recouvre partiellement la face latérale de la vertèbre urale 2, donnant faussement l'impression que cette vertèbre est séparée de la vertèbre urale 1, ce qui n'est pas le cas. Un cinquième hypural autogène surmonte encore cette plaque et est situé dans le prolongement du centre ural 2. Il y a trois paires d'uroneuraux. Le premier uroneural s'élargit en un stégural, tandis que les deux autres uroneuraux restent étroits. L'extrémité antérieure du stégural ne dépasse pas vers l'avant le niveau de la vertèbre urale 1. Ce stégural empêche de voir si la vertèbre urale 1 porte un arc neural et une neurépine comme chez *Protobrama* et *Eusebichthys*.

La nageoire caudale est grande, bilobée et compte 21 rayons dans le lobe dorsal et 17 rayons dans le lobe ventral. Il y a 19 rayons principaux dont 17 (9 + 8) branchus, comme chez les téléostéens primitifs. Contrairement aux autres Protobramidae et aux autres nageoires de *A. libanicus*, les lépidotriches caudaux sont segmentés. Cette segmentation touche non seulement les rayons principaux mais aussi les plus longs des rayons procurrents. Comme chez *Eusebichthys* mais à l'encontre de *Protobrama*, les rayons procurrents les plus antérieurs ne se chevauchent pas à la manière de fulcres.

Écailles. - Comme chez *Eusebichthys*, le revêtement écailleux n'a laissé ça et là que de vagues empreintes qui indiquent cependant que les écailles couvraient les bases des nageoires impaires.

DISCUSSION

Diagnose émendée des Protobramidae

L'étude ostéologique qui précède conduit à redéfinir les Protobramidae puisque leur ancienne diagnose (Patterson, 1967) se fondait jusqu'ici sur le seul genre *Protobrama*.

La diagnose émendée de la famille devient donc la suivante : petits téléostéens marins au corps élevé ; mésethmoïde réduit au dermethmoïde ; crâne médio-pariétal ; orbitosphénoïde, pleurosphénoïdes et basisphénoïde présents mais petits et ne formant pas de septum interorbitaire osseux ; parasphénoïde édenté et dépourvu de processus basiptérygoïde ; endoptérygoïde denté ; ectoptérygoïde édenté ; mâchoires faiblement dentées ou édentées ; prémaxillaire généralement porteur d'un petit processus ascendant symphysaire mais dépourvu de processus articulaire pour le maxillaire ; maxillaire toujours édenté, bordant la bouche et dépourvu d'expansion articulaire antérieure pour le prémaxillaire ; supramaxillaires absents ; rétroarticulaire autogène ou soudé à l'angulaire et exclu de la fossette articulaire pour le carré ; fosse temporale couverte et bordée dorsalement par le pariétal ; supratemporal réduit ; postcleithrum absent ; nageoires pectorales insérées haut ou bas sur les flancs selon les genres ; ceinture pelvienne primitivement présente et en position thoracique, perdue chez les formes évoluées ; arcs neuraux et hémaux articulés par gomphose sur les centres vertébraux tout au long du squelette axial ; neurépines et hémépines souvent garnies d'expansions aliformes ; côtes généralement soudées aux hémapophyses ; épineuraux présents ; épicentraux et épipleuraux absents ; nageoires dorsale et anale longues, atteignant le pédoncule caudal et débutant par quelques petits rayons épineux ; lépidotriches dorsaux et anaux dépourvus de segmentation ; base des nageoires impaires couvertes d'écailles ; vertèbre urale 2 primitivement autogène mais réduite et soudée à une plaquette hypurale dorsale dans les formes évoluées ; parhypural articulé à la vertèbre préurale 1 ; hypuraux réduits à quatre ou cinq ; hypuraux 3 et 4 soudés en une plaquette hypurale dorsale ; primitivement trois uroneuraux ne dépassant pas vers l'avant le niveau de la vertèbre urale 1, le premier élargi en stégural, dont les deux derniers perdus chez les formes évoluées ; épuraux absents ; nageoire caudale bilobée et comptant primitivement 19 rayons principaux dont 17 branchus ; nombre des rayons caudaux branchus augmentant chez les formes évoluées ; rayons caudaux principaux primitivement segmentés mais segmentation réduite à la base des rayons les plus centraux chez les formes évoluées ; écailles cycloïdes, fines.

Évolution des caractères et phylogénie au sein des Protobramidae (Fig. 28)

Au niveau des relations entre les trois genres qui constituent la famille, il semble clair qu'*Abisaadichthys* est le plus

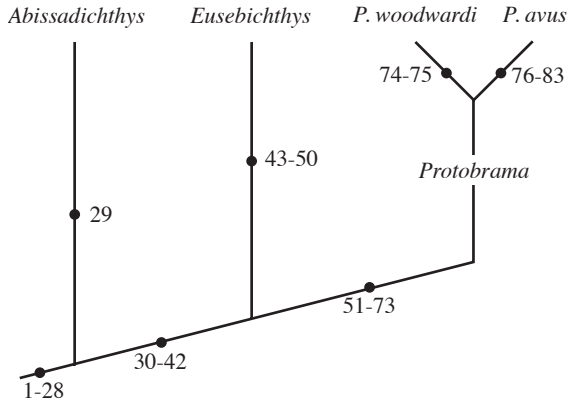

Figure 28. - Schéma représentant la phylogénie au sein de la famille des Protobramidae. Les chiffres font référence aux caractères discutés dans le texte. *[Schema of the phylogeny within the family Protobramidae. The numbers refer to the characters discussed in the text.]*

primitif puisqu'il possède encore une ceinture pelvienne, une vertèbre urale 2 autogène, un cinquième hypural, trois paires d'uroneuraux et 19 rayons principaux segmentés dont 17 branchus à la nageoire caudale, autant de caractères à propos desquels *Eusebichthys* et *Protobrama* se montrent déjà plus spécialisés. *Abisaadichthys* offre aussi une nageoire anale moins spécialisée que chez les deux autres genres. En revanche, *Protobrama* se montre le plus évolué des trois avec sa chaîne d'osselets infraorbitaires, sa branche ventrale du cleithrum et son hypocoracoïde très allongés, ses nageoires pectorales insérées haut sur les flancs et sa très longue nageoire anale qui s'avance considérablement en dessous du *situs viscerum*.

Parmi les nombreux traits anatomiques qui caractérisent ainsi la famille, on peut relever les apomorphies qui apparaissent au niveau le plus primitif de celle-ci et que l'on retrouve donc chez *Abisaadichthys libanicus* :

(1) Le corps est élevé et comprimé.

(2) Le museau est court et busqué.

(3) Le mésethmoïde est réduit au seul dermethmoïde et la partie endochondrale du massif ethmoïdien ne s'ossifie pas.

(4) Le pariétal borde la fosse temporale et la couvre dorsalement.

(5) Le prémaxillaire et le dentaire ne portent que quelques petites dents pointues et espacées.

(6) Le maxillaire, qui borde la bouche en arrière du prémaxillaire, est édenté.

(7) Les supramaxillaires sont absents.

(8) Le rétroarticulaire est exclu de la fossette articulaire pour le carré.

(9) L'ectoptérygoïde est édenté.

(10) Le parasphénoïde est édenté.

(11) Le parasphénoïde est dépourvu de processus basiptérygoïdes.

(12) Le supraorbitaire est absent.

(13) Les postcleithra sont absents.

(14) L'axe vertébral n'est pas rectiligne et se courbe au niveau de la région abdominale.

(15) Il y a articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les corps vertébraux correspondants tout au long du squelette axial.

(16) Plusieurs hémépines du début de la région caudale développent de vastes expansions aliformes antérieures.

(17) La plupart des côtes se soudent aux hémapophyses.

(18) Il n'y a pas d'épicentraux ni d'épipleuraux ossifiés.

(19) La nageoire dorsale est très allongée et s'étend jusqu'au pédoncule caudal.

(20) La nageoire anale est très allongée et s'étend jusqu'au pédoncule caudal.

(21) Le complexe hémaxanal est de type 3 (Blot, 1968).

(22) Les rayons des nageoires dorsale et anale perdent toute trace de segmentation.

(23) Les épuraux sont perdus.

(24) Le nombre des hypuraux est réduit à cinq.

(25) Les hypuraux 3 et 4 sont soudés en une plaque hypurale dorsale, tandis que les deux hypuraux ventraux demeurent indépendants l'un de l'autre sauf au niveau de leurs têtes articulaires où une soudure peut se marquer.

(26) Le parhypural est dépourvu d'hypurapophyse.

(27) Le stégural ne dépasse pas vers l'avant le niveau de la vertèbre urale 1.

(28) Les écailles couvrent la base des nageoires dorsale, anale et caudale.

Dans cette liste, les apomorphies (1), (2), (5) à (7), (9) à (14), (19), (20), (23), (24) et (26) à (28) sont homoplasiques et se retrouvent chez de nombreuses lignées de téléostéens. Les apomorphies (3), (4), (16) et (18) sont rares mais néanmoins connues dans plusieurs autres familles. Les apomorphies (15), (17), (22) et (25) sont exceptionnelles mais cependant pas propres aux Protobramidae. L'apomorphie (8) est présente chez pratiquement tous les Clupeocephala et exceptionnellement chez des téléostéens plus primitifs, tandis que la (21) se rencontre chez un grand nombre de Clupeocephala évolués. Toutefois, aucune autre famille téléostéenne ne présente la combinaison de ces vingt-huit caractères qui permettent donc de bien définir les Protobramidae.

Abisaadichthys manifeste au moins une autapomorphie:

(29) Le supratemporal est réduit à son composant neurodermique, alors qu'un composant membranodermique existe aussi chez *Protobrama*, ce qui est plus primitif. La situation de cet os est inconnue chez *Eusebichthys*.

Eusebichthys partage avec *Protobrama* plusieurs nouvelles apomorphies qui les distinguent d'*Abisaadichthys* :

(30) Le rétroarticulaire est soudé à l'angulaire.

(31) La ceinture pelvienne est perdue.

(32) Il y a augmentation du nombre des vertèbres (de 40 chez *Abisaadichthys* à 55-58 chez *Eusebichthys*).

(33) De nombreuses neurépines de la région abdominale et du début de la région caudale acquièrent une expansion aliforme antérieure.

(34) Le début de la nageoire anale glisse sous la partie la plus postérieure du *situs viscerum*.

(35) Les premiers ptérygophores anaux s'allongent, accentuent leur orientation oblique vers l'arrière, s'agglomèrent les uns aux autres et s'appuient contre les premières hémépines.

(36) Les dernières côtes chevauchent les premiers ptérygophores de la nageoire anale.

Les caractères (34) à (36) paraissent liés.

(37) L'hypural 5 est perdu.

(38) La vertèbre urale 1 porte un arc neural et une neurépine qui pourrait résulter de la capture d'un épural comme chez les Osteoglossomorpha. Ce caractère existe peut-être déjà chez *Abisaadichthys* et intéresserait alors la famille entière des Protobramidae.

(39) La vertèbre urale 2 est réduite et se soude à la plaque

hypurale formée par les hypuraux 3 et 4.

(40) Les deuxième et troisième uroneuraux disparaissent.

(41) Le nombre des rayons branchus de la nageoire caudale augmente de 17 à 18.

(42) La segmentation persiste sur les rayons caudaux principaux branchus mais elle est limitée à une division en deux ou trois articles au niveau de la partie moyenne des lépidotriches.

Eusebichthys offre également quelques autapomorphies:

(43) Le prémaxillaire et le dentaire sont édentés.

(44) La branche dorsale du préopercule devient extrêmement étroite tout en restant assez longue.

(45) Le posttemporal s'élargit considérablement dans sa partie supérieure et vient s'accoler à la crête du supraoccipital.

(46) Les nageoires pectorales s'allongent jusqu'à chevaucher le début de la nageoire anale.

(47) L'origine de la nageoire dorsale se rapproche de l'arrière de la tête.

(48) Le nombre des supraneuraux diminue jusqu'à 7, ce qui semble lié au caractère précédent.

(49) Les extrémités antérieures des épineuraux, sauf les derniers, sont élargies et branchues.

(50) Les hypuraux 1 et 2 se soudent au niveau de leurs têtes articulaires mais restent séparés l'un de l'autre sur le reste de leur étendue.

Protobrama se différencie d'*Eusebichthys* par toute une série de nouvelles apomorphies :

(51) Le museau s'affine et perd le caractère busqué qu'il montre chez *Abisaadichthys* et *Eusebichthys*.

(52) Les infraorbitaires se fractionnent en une chaîne de nombreux petits osselets quadrangulaires.

(53) La forte crête du supraoccipital est perdue.

(54) L'endoptérygoïde devient très grand.

(55) La branche ventrale du préopercule s'allonge.

(56) Les rayons branchiostèges s'élargissent et se disposent en éventail le long de la branche ventrale du cleithrum, assurant un meilleur soutien ventral et une meilleure protection à la région branchiale.

(57) La branche ventrale du cleithrum s'allonge considérablement.

(58) L'hypocoracoïde devient très long.

(59) Les nageoires pectorales sont insérées haut sur les flancs.

Ces caractères (56) à (59) sont liés.

(60) Le nombre des vertèbres augmente encore et se situe entre 59 et 61.

(61) La plupart des neurépines et des hémépines acquièrent des expansions aliformes non seulement antérieures mais aussi postérieures.

(62) Les neurépines changent d'orientation selon les endroits du squelette axial.

(63) Les premières hémépines sont courtes, orientées vers l'arrière et appuyées sur les hémépines suivantes, nettement plus longues et légèrement recourbées vers l'avant.

(64) Seuls les tous premiers épineuraux montrent des extrémités branchues, les autres restant simples.

(65) La nageoire anale devient plus longue que la nageoire dorsale et compte davantage de rayons.

(66) Le début de la nageoire anale s'avance considérablement en dessous du *situs viscerum*, ce qui est une forte accentuation du caractère (34).

(67) Les premiers ptérygophores anaux s'allongent considérablement, s'orientent très obliquement vers l'arrière, s'agglomèrent les uns aux autres et s'appuient sur les premières hémépines allongées. C'est là une nette accentuation du caractère (35).

Les caractères (63), (65), (66) et (67) sont liés.

(68) L'origine de la nageoire dorsale recule par rapport à la tête.

(69) Le nombre des supraneuraux augmente jusque 10 à 12, ce qui paraît lié au caractère précédent.

(70) Dans les moitiés postérieures des nageoires dorsale et anale, les axonostes et les mésonostes des ptérygophores s'individualisent et les mésonostes sont particulièrement allongés.

(71) Le nombre des rayons branchus de la caudale augmente à nouveau et se situe entre 29 et 31, ce qui est une très forte accentuation du caractère (41).

(72) Seuls les sept ou huit rayons caudaux les plus centraux présentent encore une segmentation très restreinte et limitée à la partie basse des lépidotriches.

(73) les rayons caudaux procurrents les plus antérieurs de chaque lobe s'élargissent légèrement et se recouvrent partiellement de l'avant vers l'arrière, évoquant des sortes de fulcres.

Protobrama woodwardi présente au moins deux autapomorphies:

(74) Le mésethmoïde perd ses processus latéraux.

(75) Les hypuraux 1 et 2 fusionnent en une plaquette hypurale ventrale qui réalise le pendant inférieur de la plaque hypurale dorsale formée par les hypuraux 3 et 4.

Protobrama avus montre, lui aussi, quelques autapomorphies:

(76) La tête s'allonge.

(77) La hauteur maximum du corps diminue fortement.

(78) Le prémaxillaire perd son processus ascendant symphysaire.

(79) La branche ventrale du préopercule continue à s'allonger et devient plus longue que la branche dorsale. C'est une accentuation marquée du caractère (55).

(80) Le métaptérygoïde perd son contact avec le carré suite à l'extension postérieure de l'endoptérygoïde.

(81) Le posttemporal s'élargit fortement et se raccourcit.

(82) La neurépine urale 1 est soudée au centre correspondant.

(83) Au niveau de la nageoire caudale, la segmentation est limitée à la partie basse des trois ou quatre rayons les plus centraux. C'est là une évolution vers la perte complète de cette segmentation à l'instar du cas des nageoires dorsale et anale et donc une accentuation des caractères (42) et (72).

Synonymie supposée des Protobramidae et des Plethodidae

Dans un passé récent, les Protobramidae ont été rapportés aux Tselfatiiformes et regardés comme un synonyme junior des Plethodidae (Patterson, 1993) appelés aussi Tselfatiidae (Nelson, 1994). D'autres auteurs, au contraire, ont nié cette synonymie (Taverne, 1975d ; Cavin, 2001). L'ostéologie des Plethodidae est maintenant bien connue (Bardack, 1965 ; Bardack et Teller-Marshall, 1980 ; Taverne, 1983, 1999, 2000a-d, 2001a-c, 2002a, b, 2003, sous presse ; Paramo-Fonseca, 1997 ; Fielitz et Shimada, 1999). Des comparaisons pertinentes peuvent donc être faites aujourd'hui entre les Protobramidae et les Plethodidae afin de vérifier si les premiers sont synonymes ou non des seconds.

Les Protobramidae mesurent quelques centimètres. Les dents du prémaxillaire et du dentaire y sont très peu nombreuses, pointues, de taille modérée, largement espacées et peuvent même totalement disparaître. Le maxillaire et le parasphénoïde sont édentés. Les supramaxillaires sont perdus. Il n'y a pas de septum osseux interoculaire, ni de supraorbitaire, ni de ligaments ossifiés symphyséo-cleithraux. Les ptérygophores dorsaux et anaux sont dépourvus de processus latéraux. Les hémépines présentent des expansions aliformes antérieures et postérieures et les neurépines en sont aussi souvent ornées. Les côtes sont soudées aux hémapophyses. Les vertèbres urales 1 et 2 ne sont pas soudées l'une à l'autre. La vertèbre urale 1 porte une neurépine. Le parhypural est présent. Les hypuraux ventraux ne se soudent pas aux dorsaux. La plaque hypurale est formée des troisième et quatrième hypuraux fusionnés et elle soutient le lobe dorsal de la queue. Il y a de une à trois paires d'uroneuraux. Dans les formes les plus primitives de la famille, le rétroarticulaire n'est pas soudé à l'angulaire, la branche ventrale du cleithrum est courte et les nageoires pectorales sont insérées bas sur les flancs.

En revanche, les Plethodidae (= Tselfatiidae) sont grands, atteignant parfois 2 à 3 mètres de long. Les dents des prémaxillaire, maxillaire, dentaire et parasphénoïde sont minuscules et disposées en plage. Supramaxillaire, septum osseux interoculaire complet, supraorbitaire, ligaments ossifiés symphyséo-cleithraux et ceinture pelvienne sont présents. Le rétroarticulaire est généralement soudé à l'angulaire. Les axonostes dorsaux et anaux portent à leur sommet des expansions latérales plus ou moins développées. Les neurépines et hémépines n'offrent pas d'expansions aliformes antérieures et postérieures. Les côtes sont articulées sur les hémapophyses. Les vertèbres urales 1 et 2 sont très réduites, fusionnées l'une à l'autre et soudées à une plaque hypurale formée des quatre premiers hypuraux fusionnés et soutenant les deux lobes de la queue. La neurépine urale 1, le parhypural et les uroneuraux sont perdus. La branche ventrale du cleithrum est longue et les nageoires pectorales insérées haut sur les flancs.

Ainsi qu'on peut en juger par cette brève comparaison, les différences ostéologiques entre les Protobramidae et les Plethodidae sont à ce point tranchées qu'il ne saurait être question d'une quelconque synonymie entre ces familles. Elles restent toutes deux parfaitement valables. Les idées de Patterson (1993) et de Nelson (1994) sur ce point sont donc à rejeter.

Protobramidae et Protobramoidei *sensu* Cavin (2001)

Cavin (2001) prête aux Protobramidae des liens de parenté proches avec les Araripichtyidae et les Ferrifronsidae, deux autres lignées de téléostéens marins du Crétacé, et réunit ces trois familles en un nouveau sous-ordre des Protobramoidei qui devient le groupe-frère d'un clade réunissant les Esociformes et les Pachyrhizodontoidei. Il faut se rappeler néanmoins que les informations de Cavin (2001) relatives aux Protobramidae sont limitées et quelquefois faussées car fondées sur les données anatomiques incomplètes et parfois erronées fournies par Patterson (1967) et Taverne (1975d) à propos du seul *Protobrama avus* connu alors.

Les Araripichthyidae ne renferment que le genre *Araripichthys* avec quatre espèces, *A. castilhoi* de l'Albien du Brésil (Silva Santos, 1985), *A. corythophorus* du Turonien inférieur du Maroc (Cavin, 1997), *A. axelrodi* de l'Aptien du Venezuela (Maisey et Moody, 2001 ; Maisey et Blum, 1991) et *Araripichthys* sp. du Turonien du Mexique (Blanco et Cavin, 2003). Quant aux Ferrifronsidae, ils se composent de deux genres monospécifiques, *Ferrifrons* avec *F. rugosus* du Santonien du Kansas et *Acanthichthys* avec *A. major* du Turonien du Nébraska (Arratia et Chorn, 1998).

Cavin (2001) fonde le sous-ordre des Protobramoidei sur la base de six caractères (ses 41[1], 42[1], 47[1], 49[0], 51[1] et 68[1]) qui seraient partagés par ces trois familles, caractères dont il nous faut peser la valeur. Un éventuel septième caractère (son 36[0]) est aussi évoqué à ce niveau.

41[1] : présence de nageoires dorsale et anale bien développées et qui se terminent près du pédoncule caudal. C'est là un trait hautement homoplasique qui se retrouve chez de multiples téléostéens, dont les Ichthyodectiformes, les Osteoglossomorpha, les Tselfatiiformes, les Esociformes, les Aipichthyoidea et beaucoup d'autres acanthomorphes.

42[1] : perte de la ceinture pelvienne. C'est un caractère beaucoup plus rare mais qui est néanmoins présent dans de multiples familles téléostéennes. De plus, Cavin doit invoquer une réversion (42[0]) pour expliquer la présence d'une

ceinture pelvienne normalement développée et garnie d'un processus médio-postérieur chez *Acanthichthys* (Arratia et Chorn, 1998 : fig. 3, 6A). En outre, on sait maintenant qu'une ceinture pelvienne existe chez *Abisaadichthys*, le plus primitif des trois genres de Protobramidae.

47[1] : présence d'expansions aliformes antérieures et postérieures sur une partie ou la totalité des neurépines de la région abdominale, formant ainsi un septum osseux vertébral médian. Ce caractère se marque toutefois différemment dans les trois familles concernées et n'est même pas uniforme au sein de chaque famille. Chez les Protobramidae, *Abisaadichthys* ne possède pas d'expansions aliformes sur les neurépines, tandis que *Eusebichthys* ne montre que des expansions antérieures. Seul, *Protobrama* présente des expansions antérieures et postérieures ainsi qu'un septum complet. Il en va de même chez *Araripichthys corytophorus* (Cavin, 1997 : fig. 2). Chez *Araripichthys castilhoi*, il n'existe que des lamelles antérieures et le septum est incomplet (Silva Santos, 1985 : pl. 1, fig. 1, pl. 3, fig. 4 ; Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 209, fig. p. 211 en haut). La situation est inconnue chez *Araripichthys axelrodi*. Chez *Acanthichthys major*, seules neuf neurépines antérieures au premier ptérygophore dorsal portent des expansions antérieures et le septum est incomplet (Arratia et Chorn, 1998 : fig. 3). Chez *Ferrifrons rugosus*, il n'y a également que des lamelles antérieures (*ibid.* : 311). La présence de lamelles osseuses sur les neurépines est un caractère assez rare chez les téléostéens mais qui se retrouve cependant chez des représentants de diverses familles. Au sein des Osteoglossomorpha, ce trait anatomique est connu chez les Mormyridae (Taverne, 1968 : fig. 15) et chez les Notopteridae (Taverne, 1978 : fig. 77-80). Il apparaît également chez des Acanthomorpha archaïques tels les Pharmacichthyidae (Gayet, 1980 : fig. 19), chez divers représentants évolués des Perciformes, tels les Acanthuridae (Blot, 1969 : pl. P ; Tyler, 2000 : fig. 3 ; Tyler *et al.*, 1989 : fig. 24-27), les Carangidae (Blot, 1969 : pl. H), les Chaetodontidae (*ibid.* : fig. 31), les Hemingwayidae (Sytchevskaya et Prokofiev, 2002 : fig. 4d), les Istiophoridae (Gregory et Conrad, 1937 : fig. 4), les Pomacanthidae (Tyler *et al.*, 1989 : fig. 30), les Scatophagidae (Blot, 1969 : pl. N ; Tyler *et al.*, 1989 : fig. 33), les Siganidae (*ibid.* : fig. 29) et les Zanclidae (*ibid.* : fig. 28), ainsi que chez divers Tetraodontiformes, tels les Balistidae (Tyler, 1980 : fig. 51), les Molidae (*ibid.* : fig. 306), les Monacanthidae (*ibid.* : fig. 80, 106, 116) et les Ostraciidae (Winterbottom et Tyler, 1983 : fig. 2). Cette liste de familles n'est nullement limitative. On remarque que beaucoup de poissons qui manifestent ce trait anatomique ont un corps plutôt élevé, comme les Protobramidae, les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae. Il y a probablement là un avantage fonctionnel puisque le corps s'en trouve partiellement rigidifié dans le sens de la hauteur. Mais cela n'implique pas nécessairement un haut degré de parenté entre les poissons concernés.

49[0] : absence d'épipleuraux ossifiés. Il s'agit ici de la réversion d'un état apomorphe vers un état plésiomorphe. En effet, les Elopiformes, qui sont parmi les téléostéens les plus archaïques, possèdent une série complète d'épipleuraux (Taverne, 1974 : fig. 34 ; Patterson et Johnson, 1995 : 21). Cette réversion est homoplasique et on la retrouve chez divers téléostéens dont les Osteoglossomorpha, les Tselfatiiformes, les Salmoniformes et le vaste groupe des Holacanthopterygii (Taverne, 1979, sous presse ; Johnson et Patterson, 1993 ; Patterson et Johnson, 1995).

51[1] : fusion du parhypural à la vertèbre préurale 1. C'est une nouvelle fois un trait éminemment homoplasique chez les téléostéens. De plus, cette condition existe chez les Araripichthyidae (Silva Santos, 1985 : pl. 3, fig. 2 ; Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 211) et les Ferrifronsidae (Arratia et Chorn, 1998 : fig. 7) mais n'est pas réalisée chez les Protobramidae qui conservent un parhypural autogène (Patterson, 1967 : fig. 5). Cavin (2001) a vraisemblablement fondé cette fausse assertion sur l'illustration du squelette caudal de *Protobrama avus* donnée par Taverne (1975d : fig. 4), figure où le parhypural est erronément représenté comme soudé à la vertèbre préurale 1.

68[1] : base de la nageoire dorsale couverte par de petites écailles. Ce caractère est rare mais, encore une fois, pas du tout exceptionnel chez les téléostéens. Il est la règle générale chez les Elopidae (Boulenger, 1898-1900 : pl. X, fig. 1 ; Blache *et al.*, 1970 : fig. 361, 362) et se rencontre aussi de façon sporadique chez les Caproidae (Poll, 1954 : fig. 9 ; Blache *et al.*, 1970 : fig. 735) et chez un grand nombre de Perciformes, tels les Bramidae (Poll, 1947 : fig. 155), les Carangidae (Poll, 1954 : fig. 40), les Chaetodontidae (Seret et Opic, 1981 : fig. p. 299), les Cichlidae (Boulenger, 1902 : pl. XVI), les Drepanidae (Poll, 1954 : fig. 104 ; Séret et Opic, 1981 : fig. p. 293), les Ephippidae (Blache *et al.*, 1970 : fig. 876), les Luvaridae (*ibid.* : fig. 997), les Pomacentridae (*ibid.* : fig. 880-882, 885 ; Séret et Opic, 1981 : fig. p. 307), les Pomadasyidae (Poll, 1954 : fig. 61), les Serranidae (Blache *et al.*, 1970 : fig. 742, 745) et les Stromateidae (Poll, 1947 : fig. 206 ; Poll, 1959 : fig. 42, 44, 45), cette liste familiale n'étant pas exhaustive.

36[0] : participation du rétroarticulaire à la fossette mandibulaire d'articulation avec le carré. C'est le cas chez les Araripichthyidae (Maisey et Blum, 1991) mais la situation du rétroarticulaire est inconnue chez les Ferrifronsidae (Arratia et Chorn, 1998). Quant aux Protobramidae, les genres *Protobrama* et *Eusebichthys* possèdent un rétroarticulaire soudé à l'angulaire. On sait toutefois, grâce au cas d'*Abisaadichthys*, que le petit rétroarticulaire des Protobramidae est exclu de la fossette en question.

On pourrait également rapprocher ces trois familles par le fait qu'elles présentent un corps élevé, un profil crâniodorsal arrondi et un axe vertébral incurvé mais, encore une fois, une multitude d'autres téléostéens offrent une morpho-

logie similaire.

Les caractères invoqués par Cavin (2001) pour soutenir la création d'un sous-ordre des Protobramoidei groupant les Protobramidae, les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae paraissent donc en définitive très légers puisque les 41[1], 47[1], 49[0] et 68[1] sont homoplasiques, que les 36[0] et 42[1] s'appliquent aux Araripichthyidae mais pas aux Ferrifronsidae ni au plus primitif des Protobramidae et que le 51[1] est vrai pour les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae mais faux pour les Protobramidae.

De plus, dans le schéma phylogénétique de Cavin (2001 : fig. 16), cinq des dix caractères (ses 4[1], 10[1], 18[1], 24[1], 37[2], 38[1], 50[0], 23[1], 27[1] et 29[0]) qui mènent depuis le niveau des Tselfatiiformes jusqu'au nœud qui sépare les Protobramoidei, d'une part, et le clade réunissant les Esocidae et les Pachyrhizodontoidei, d'autre part, ne s'appliquent pas aux Protobramidae. Le 4[1] porte sur l'absence d'une commissure pariétale du canal sensoriel supraorbitaire. On sait maintenant qu'elle existe chez les Protobramidae ou du moins chez certains d'entre eux. Le 18[1] a trait à l'ouverture du foramen du nerf trijumeau (V) directement dans l'orbite. La situation de ce foramen est inconnue chez les Protobramidae. Le 37[2] correspond à la fusion de l'angulaire et de l'articulaire. On ignore si l'articulaire des Protobramidae est autogène ou s'il se soude à l'angulaire. Le 38[1] se rapporte à l'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire sur la face externe de l'angulaire. Or, on ne distingue aucune ouverture de ce type à la face externe de l'angulaire sur les quelques spécimens de Protobramidae où cette portion de la mandibule est bien conservée. Il est donc possible, sinon probable, que le canal s'ouvrait sur la face interne de l'os. Le 27[1] correspond à l'absence de dents sur l'endoptérygoïde et l'ectoptérygoïde, alors que les Protobramidae possèdent un endoptérygoïde fortement denté et un ectoptérygoïde édenté.

De plus, sous leur apparente ressemblance, des différences nombreuses et parfois importantes séparent les membres des trois familles des Araripichthyidae, des Ferrifronsidae et des Protobramidae.

Chez les Protobramidae, le massif ethmoïdien demeure en grande partie cartilagineux avec un mésethmoïde réduit au seul dermethmoïde, lequel est bien développé et délimite le bout du museau, et un ethmoïde latéral plus ou moins bien développé. Chez les Araripichthyidae, au contraire, le dermethmoïde est minuscule et rejeté très en arrière du bout du museau, l'ethmoïde latéral est réduit et très nettement séparé du parasphénoïde et la partie endochondrale du mésethmoïde s'ossifie complètement en une grosse barre oblique dirigée vers l'avant et qui rejoint le vomer, lequel forme seul l'extrémité antérieure du neurocrâne (Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 210 bas). Chez les Ferrifronsidae, la situation est plus classique, avec un gros mésethmoïde entièrement ossifié, chevauchant le vomer et jouxtant un ethmoïde latéral très développé qui rejoint le parasphénoïde (Arratia et Chorn, 1998 : fig. 4).

Les Protobramidae et les Araripichthyidae exhibent des crânes médio-pariétaux (Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 210 ; Maisey et Moody 2001 : fig. 9, 10), tandis que le supraoccipital rejoint les frontaux et sépare les pariétaux chez les Ferrifronsidae (Arratia et Chorn, 1998 : fig. 4).

Les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae conservent deux grands supramaxillaires (Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 210 haut; Arratia et Chorn, 1998 : fig. 4), os que les Protobramidae ont perdus.

Chez les Protobramidae, les nageoires dorsale et anale débutent par quelques petits rayons épineux, comme chez les téléostéens primitifs. Les Araripichthyidae montrent, au contraire, de grands rayons épineux mais qui restent divisés en deux moitiés indépendantes comme dans un lépidotriche normal (Maisey et Blum, 1991 : 214). Chez les Ferrifronsidae, il y a de véritables épines (Arratia et Chorn, 1998 : 309). La gomphose existe tout au long de leur squelette axial, tandis que les arcs neuraux et hémaux sont tous soudés aux centres vertébraux correspondants chez les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae (Maisey et Blum, 1991 : 214 ; Arratia et Chorn, 1998 : 308). Leurs écailles sont petites, cycloïdes et couvertes de fins circuli concentriques (Taverne, 1975d : fig. 2). Les écailles sont cycloïdes mais plus grandes chez les Araripichthyidae et là le champ postérieur de l'écaille est couvert de granulations (Silva Santos, 1985 : pl. 1, fig. 4). Chez les Ferrifronsidae, les écailles sont grandes et spinoïdes (Arratia et Chorn, 1998).

Chez les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae, la vertèbre urale 1 est dépourvue d'arc neural, il y a deux à trois épuraux et les hypuraux ne se fusionnent pas en plaque (Silva Santos, 1985 : pl. 3, fig. 3 ; Maisey et Blum, 1991 : fig. p. 211 en bas ; Arratia et Chorn, 1998 : fig. 7). En revanche, chez les Protobramidae, la vertèbre urale 1 porte un arc neural et une neurépine, il n'y a pas d'épuraux et certains hypuraux se soudent en plaque hypurale.

Dans ces conditions, il ne paraît guère possible de défendre encore un sous-ordre des Protobramoidei qui réunirait les Protobramidae, les Araripichthyidae et les Ferrifronsidae comme le fait Cavin (2001).

Position systématique des Protobramidae

Sans entrer dans une analyse anatomique détaillée, il est clair que les Protobramidae ne présentent pas les apomorphies qui caractérisent les groupes les plus primitifs de téléostéens, les Ichthyodectiformes (Taverne, 1977a, 1986 ; Taverne et Chanet, 2000 ; Patterson et Rosen, 1977 ; Maisey, 1991), les Elopomorpha (Forey *et al*., 1996) et les Osteoglossomorpha (Li et Wilson, 1996 ; Taverne, 1998). En revanche, le rétroarticulaire d'*Abisaadichthys* exclu de la fossette articulaire pour le carré, le supratemporal réduit, la

fosse temporale qui commence à s'ouvrir dorsalement, le supraorbitaire perdu, la plaque gulaire absente, la perte des épuraux, le nombre des hypuraux réduit à quatre ou cinq, les uroneuraux qui ne dépassent pas le niveau de la vertèbre urale 1 et le premier uroneural d'*Abisaadichthys* élargi en stégural sont autant de caractères qui militent pour l'inclusion des Protobramidae dans la cohorte des Clupeocephala (Patterson, 1977 ; Patterson et Rosen, 1977 ; Lauder et Liem, 1983 ; Taverne, 1989 ; Arratia, 1997). Un caractère pose toutefois un problème à ce niveau. Les Protobramidae possèdent un arc neural ural 1 prolongé par une courte neurépine alors que les Clupeocephala sont dépourvus de neurépine urale 1 et qu'ils ont très souvent perdu l'arc neural ural 1. Lorsqu'il est néanmoins conservé, cet arc est soit très réduit, soit soudé à d'autres pièces osseuses du complexe urophore. La présence d'un tel arc neural ural 1 prolongé par une très courte neurépine est un caractère extrêmement primitif chez les téléostéens et n'est connu que chez quelques petites formes archaïques du Jurassique, lesquels possèdent encore une série complète de trois, voire quatre épuraux. Ce sont par exemple *Tharsis dubius, Leptolepides sprattiformis, Leptolepis coryphaenoides, Ascalabos voithi* ou *Paraclupavus caheni* (Nybelin, 1963 : fig. 8-10, 1974 : fig. 32, 36, pl. 26, fig. 1, 2, pl. 29, fig. 5 ; Patterson, 1968 : fig. 9, 10 ; Patterson et Rosen, 1977 : fig. 35, 46, 50, 53 ; Taverne, 1975a : fig. 9 ; 1975b : fig. 11 ; 1975c : fig. 6 ; 1981 : fig. 8, 9 ; 1982 : fig. 5 ; Arratia, 1991 : fig. 9, 10, 13, 14 ; 1997 : fig. 20, 21, 44). Cette plésiomorphie, perdue chez quasi tous les téléostéens, devrait donc en principe exclure les Protobramidae des Clupeocephala. Toutefois des exceptions sont connues chez des téléostéens moins primitifs que ces petites espèces du Jurassique. Ce sont alors à chaque fois des téléostéens qui perdent les épuraux ou dont le nombre d'épuraux est réduit. Dans de tels cas, la capture d'un épural par un reste d'arc neural ural 1 peut se faire et produire ainsi une neurépine urale 1 de néoformation. Ce n'est évidemment plus alors le caractère primitif qui se manifeste mais, au contraire, le développement d'une nouvelle apomorphie. Ce phénomène est connu de façon exceptionnelle chez les Ichthyodectidae (Loomis, 1900 : pl. 23, fig. 6) et devient la règle générale chez la plupart des Osteoglossomorpha (Taverne, 1979 : fig. 6), le cas particulier des Hiodontidae et des Lycopteridae avec les variations qu'on y trouve prouvant sans conteste qu'il s'agit bien chez ces poissons d'une neurépine néoformée résultant de la capture d'un épural (Gaudant, 1968 : fig. 14 ; Greenwood, 1970 : fig. 8-10 ; Taverne, 1977b : fig. 26, 27, 37-39 ; Schultze et Arratia, 1988 : fig. 2, 7, 11 ; Hilton, 2002 : fig. 71-76 ; 2003 : fig. 37a, b). Les Protobramidae, qui ont perdu les épuraux, représentent très probablement un cas similaire puisque leur neurépine urale 1 est même plus développée que chez les petits téléostéens jurassiques qui présentent encore un rudiment de neurépine à cet endroit. L'appartenance des Protobramidae aux Clupeocephala paraît donc être établie malgré le caractère évoqué ci-dessus.

D'autre part, les Protobramidae semblent se situer assez bas dans l'échelle évolutive des Clupeocephala. En effet, le prémaxillaire et le maxillaire bordent tous deux la bouche pour moitié. Il n'y a ni processus maxillaire sur le prémaxillaire, ni processus articulaire en cupule sur le maxillaire. L'orbitosphénoïde est conservé. L'ouverture postérieure du canal sensoriel mandibulaire est probablement située sur la face interne de l'angulaire. Les supraneuraux sont nombreux et indifférenciés les uns des autres. Les nageoires dorsale et anale ne débutent pas par de fortes épines. Les écailles sont cycloïdes. *Abisaadichthys*, le protobramidé le moins évolué, possède encore des vertèbres préurale 1, urale 1 et urale 2 indépendantes les unes des autres et bien développées, trois paires d'uroneuraux et le nombre primitif de 17 rayons caudaux principaux segmentés et branchus. Ces caractères ou certains d'entre eux permettent d'exclure parmi les Clupeocephala l'ensemble des Eurypterygii (Johnson, 1992 ; Johnson et Patterson, 1996) de la parenté des Protobramidae.

Cependant, ici aussi, un caractère pose problème, l'existence chez le protobramidé *Abisaadichthys* d'une ceinture pelvienne en position thoracique. C'est là un trait évolué qui caractérise les Eurypterygii et plus particulièrement les Acanthomorpha où cette ceinture se situe même souvent en position gulaire. On connaît cependant des exceptions chez des téléostéens moins spécialisés que les Eurypterygii, tels les Pantodontidae et les Ateleopidae qui possèdent une ceinture pelvienne située sous la ceinture scapulaire (Nelson, 1994). De plus, les os pelviens d'*Abisaadichthys* ne présentent pas les processus médians et postérieurs qui caractérisent la ceinture pelvienne des Eurypterygii (Stiassny et Moore, 1992). La position de cette ceinture pelvienne pourrait simplement s'expliquer par la brièveté du *situs viscerum* chez ce poisson, couplée à la longueur importante des nageoires ventrales. Il y a donc tout lieu de croire qu'*Abisaadichthys* est, lui aussi, une exception à ce point de vue et qu'il n'y a pas là l'indication d'un rapprochement avec les Eurypterygii.

Si l'on passe en revue les différents ordres et super-ordres qui constituent les Clupeocephala primitifs et qui sont encore représentés dans l'ichthyofaune actuelle, on constate d'emblée que les Protobramidae ne peuvent être rapportés à aucun d'entre eux tels qu'on les définit aujourd'hui. Ils ne présentent pas les apomorphies des Clupeomorpha (Grande, 1985), ni des Otophysi (Gayet, 1993 ; Fink et Fink, 1996), ni des Esociformes (Johnson et Patterson, 1996), ni des Salmoniformes (*ibid.*), ni des Argentiniformes (*ibid.*), ni des Stomiiformes (Fink et Weitzman, 1982 ; Harold et Weitzman, 1996), ni des Ateleopiformes (Olney *et al.*, 1993 ; Nelson, 1994).

Au niveau des groupes de Clupeocephala exclusivement fossiles, on peut de même exclure toute parenté rapprochée des Protobramidae avec les Pachyrhizodontoidei, ces der-

niers différant des premiers par leurs principales apomorphies (Forey, 1977 ; Taverne, 1989 ; Cavin, 2001). Nous avons déjà passé en revue également les nombreuses différences qui séparent les Protobramidae des Araripichthyidae et des Ferrifronsidae malgré d'apparentes ressemblances entre ces trois familles.

Ainsi que nous l'avons vu, un grand nombre des caractères spécialisés des Protobramidae sont homoplasiques et n'apportent donc que peu de lumière sur leurs affinités systématiques. Trois de leurs apomorphies, les (15), (22) et (25), sont néanmoins très rares, voire exceptionnelles chez les téléostéens. Or ces trois caractères se retrouvent aussi chez les Tselfatiiformes (Taverne, 2000a). Plusieurs apomorphies homoplasiques des Protobramidae, les (1), (8), (11), (13), (18) à (20) et (27), existent également chez les Tselfatiiformes. Il paraît donc justifié d'inclure les Protobramidae dans cet ordre, comme l'ont proposé Patterson (1993) et Nelson (1994), mais en tant que deuxième famille valable aux côtés des Plethodidae et en rappelant encore une fois le fait qu'ils diffèrent néanmoins trop des Plethodidae pour pouvoir être mis en synonymie avec ces derniers.

Remerciements. - Nous tenons à remercier Peter Forey du Natural History Museum à Londres pour l'accueil chaleureux reçu dans son laboratoire et pour avoir autorisé l'étude de l'holotype de *Protobrama avus*. Notre reconnaissance va également à Daniel Goujet du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, à Hans Bjerring et Thomas Mörs du Naturhistoriska Riksmuseet de Stockholm ainsi qu'aux membres de la famille Abi Saad de Jbail, au Liban, pour le prêt et le don des autres exemplaires étudiés dans le présent travail. Nous remercions aussi les deux arbitres qui ont bien voulu lire et commenter notre article.

RÉFÉRENCES

ARRATIA G., 1991. - The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis. *In*: Early Vertebrates and related problems in evolutionary Biology (Chang M.-M., Liu Y.-H. & G.-R. Zhang, eds), pp. 249-340. Beijing: Science Press.

ARRATIA G., 1997. - Basal teleosts and teleostean phylogeny. *PalaeoIchthyologica*, 7: 5-168.

ARRATIA G. & J. CHORN, 1998. - A new primitive acanthomorph fish from the Greenhorn Formation (Late Cretaceous) of Nebraska. *J. Vert. Paleont.*, 18(2): 301-314.

BARDACK D., 1965. - New Upper Cretaceous teleost fish from Texas. *Univ. Kansas, Paleont. Contrib.*, 1: 1-9.

BARDACK D. & S. TELLER-MARSHALL, 1980. - *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *J. Paleont.*, 54(5): 1075-1083.

BLACHE J., CADENAT J. & A. STAUCH, 1970. - Clés de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental (entre le 20e parallèle N. et le 15e parallèle S.). 479 p. Paris: ORSTOM.

BLANCO A. & L. CAVIN, 2003. - New Teleostei from the Agua Nueva formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). *C.R. Palevol., Acad. Sci. Paris*, 2003(2): 299-306.

BLOT J., 1968. - Le squelette interne de la nageoire anale et ses relations avec le squelette axial. *C. R. Acad. Sci. Paris, D*, 266: 1943-1946.

BLOT J., 1969. - Les poissons fossiles du Monte Bolca classés jusqu'ici dans les familles des Carangidae, Menidae, Ephippidae et Scatophagidae. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. 1, Mus. Civ. Stor. Nat. Verona*: X + 525 p.

BOULENGER G.A., 1898-1900. - Poissons nouveaux du Congo. Deuxième partie. Elopes, Characins, Cyprins. *Ann. Mus. Congo, Zool.*, sér. 1, 1: 1-164.

BOULENGER G.A., 1902. - Additions à la faune ichthyologique du bassin du Congo. *Ann. Mus. Congo, Zool.*, sér. 1, 2: 19-57.

CAVIN L., 1997. - Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sci.*, 325: 719-724.

CAVIN L., 2001. - Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Ecol. Geol. Helv.*, 94: 509-535.

FIELITZ C. & K. SHIMADA, 1999. - A new species of *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. *J. Paleont.*, 73(3): 504-511.

FINK S.V. & W.L. FINK, 1996. - Interrelationships of Ostariophysan Fishes (Teleostei). *In*: Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson eds), pp. 209-249. San Diego: Academic Press.

FINK W.L. & S.H. WEITZMAN, 1982. - Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei), with a description of *Diplophos*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150 (2): 31-93.

FOREY P., 1977. - The osteology of *Notelops* Woodward, *Rhacolepis* Agassiz and *Pachyrhizodus* Dixon (Pisces: Teleostei). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, 28: 123-204.

FOREY P., LITTLEWOOD D.T.J., RITCHIE P. & A. MEYER, 1996. - Interrelationships of Elopomorph Fishes. *In* : Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 175-191. San Diego: Academic Press.

GAUDANT J., 1968. - Recherche sur l'anatomie et la position systématique du genre *Lycoptera* (poisson téléostéen). *Mém. Soc. Géol. France, n.s.*, 47(1), 109: 1-41.

GAYET M., 1980. - Contribution à l'étude anatomique et systématique des poissons cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris, n.s., sér. C, Sci. Terre*, 64: 1-149.

GAYET M., 1993. - Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes (Ostariophysi). *Belg. J. Zool.*, 123 (2): 165-192.

GRANDE L., 1985. - Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 181: 231-372.

GREENWOOD P.H., 1970. - On the genus *Lycoptera* and its relationships with the family Hiodontidae (Pisces, Osteoglossomorpha). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, 19 (8): 257-285.

GREGORY W.K. & G.M. CONRAD, 1937. - The comparative osteology of the swordfish (*Xiphias*) and the sailfish (*Istiophorus*). *Am. Mus. Novit.*, 952: 1-25.

HAROLD A.S. & S.H. WEITZMAN, 1996. - Interrelationships of Stomiiform Fishes. *In* : Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 333-353. San Diego: Academic Press.

HILTON E.J., 2002. - Osteology of the extant North American fishes of the genus *Hiodon* Lesueur, 1818 (Teleostei: Osteoglossomorpha: Hiodontiformes). *Fieldiana, Zool., n.s.*, 100 (1520): 1-142.

HILTON E.J., 2003. - Comparative osteology and phylogenetic systematics of fossil and living bony-tonge fishes (Actinopterygii, Teleostei, Osteoglossomorpha). *Zool. J. Linn. Soc.*, 137: 1-100.

JOHNSON G.D., 1992. - Monophyly of the euteleostean clades - Neoteleostei, Eurypterygii and Ctenosquamata. *Copeia*, 1992: 8-25.

JOHNSON G.D. & C. PATTERSON, 1993. - Percomorph phylogeny: A survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bull. Mar. Sci.*, 52 (1): 554-626.

JOHNSON G.D. & C. PATTERSON, 1996. - Relationships of Lower Euteleostean Fishes. *In*: Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 251-332. San Diego: Academic Press.

LAUDER G.V. & K.F. LIEM, 1983. - The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150(3): 95-197.

LE DANOIS E. & Y. LE DANOIS, 1964. - L'ordre des Scombres. *Mém. IFAN*, 68: 153-192.

LI G.-Q. & M.V.H. WILSON, 1996. - Phylogeny of Osteoglossomorpha. *In*: Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 163-174. San Diego: Academic Press.

LOOMIS F.B., 1900. - Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochen-Fische aus der Kreide-Formation von Kansas. *Palaeontographica*, 46: 213-286.

MAISEY J.G., 1991. - *Cladocyclus* Agassiz, 1841. *In*: Santana Fossils. An illustrated Atlas (Maisey J.G., ed.), pp. 190-207. Neptune City: T.F.H. Publications, Inc.

MAISEY J.G. & S. BLUM, 1991. - *Araripichthys* Silva Santos, 1985. *In*: Santana Fossils. An illustrated Atlas (Maisey J.G., ed.), pp. 208-217. Neptune City: T.F.H. Publications, Inc.

MAISEY J.G. & J.M. MOODY, 2001. - A review of the problematic extinct teleost fish *Araripichthys*, with a description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela. *Am. Mus. Novit.*, 3324: 1-27.

NELSON J.S., 1994. - Fishes of the World (3rd edit.). 600 p. New York: John Wiley & Sons.

NYBELIN O., 1963. - Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Ark. f. Zool., ser. 2,* 15(35): 485-516.

NYBELIN O., 1974. - A Revision of Leptolepid Fishes. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothobg., Zool.*, 9: 1-202.

OLNEY J.E., JOHNSON G.D. & C.C. BALDWIN, 1993. - Phylogeny of lampridiform fishes. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 137-169.

PARAMO-FONSECA M.E., 1997. - *Bachea huilensis* nov. gen., nov. sp., premier Tselfatioidei (Teleostei) de Colombie. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sci.*, 325: 147-150.

PATTERSON C., 1964. - A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Philos. Trans. Roy. Soc., Lond., ser. B, Biol. Sci.*, 247: 213-482.

PATTERSON C., 1967. - A second specimen of the Cretaceous teleost *Protobrama* and the relationships of the sub-order Tselfatioidei. *Ark. f. Zool., ser. 2,* 19(8): 215-234.

PATTERSON C., 1968. - The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, 16(5): 201-239.

PATTERSON C., 1977. - The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. *In*: Major Patterns in Vertebrate Evolution (Hecht M.K., Goody P.C. & B.M. Hecht, eds), pp. 579-643. New York: Plenum Publications Corporation.

PATTERSON C., 1993. - Osteichthyes: Teleostei. *In*: The Fossil Record 2 (Benton M.J., ed.), pp. 621-656. London: Chapman & Hall.

PATTERSON C. & G.D. JOHNSON, 1995. - The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. *Smithson. Contrib. Zool.*, 559: 1-85.

PATTERSON C. & D.E. ROSEN, 1977. - Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 158 (2): 81-172.

POLL M., 1947. - Faune de Belgique. Poissons marins. 252 p. Bruxelles: Éditions du Patrimoine du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique.

POLL M., 1954. - Poissons. IV. Téléostéens Acanthoptérygiens (Première Partie). *In*: Expédition océanographique belge dans les Eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949). 390 p. Bruxelles: Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.

POLL M., 1959. - Poissons. IV. Téléostéens Acanthoptérygiens (Deuxième Partie). *In*: Expédition océanographique belge dans les Eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949). 417 p. Bruxelles : Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.

SCHULTZE H.-P. & G. ARRATIA, 1988. - Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes. II. *Hiodon*, *Elops* and *Albula*. *J. Morphol.*, 195: 257-303.

SÉRET B. & P. OPIC, 1981. - Poissons de mer de l'Ouest africain tropical. ORSTOM, Paris, Initiations-Documentations Techniques, 49, 450 p.

SILVA SANTOS R. DA, 1985. - *Araripichthys castilhoi* novo gênero e espécie de Teleostei da Formaçâo Santana, Chapada do Araripe, Brasil. *Minist. Minas Energ., Dep. Nac. Prod. Min., Geol.*, 27(2): 133-139.

STIASSNY M.L.J. & J.A. MOORE, 1992. - A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships. *Zool. J. Linn. Soc.*, 104: 209-242.

SYTCHEVSKAYA E.K. & A.M. PROKOFIEV, 2002. - First findings of Xiphioidea (Perciformes) in the Late Paleocene of Turkmenistan. *J. Ichthyol.*, 42(3): 227-237.

TAVERNE L., 1968. - Ostéologie du genre *Campylomormyrus* Bleeker (Pisces Mormyriformes). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 98(3): 147-188.

TAVERNE L., 1974. - L'ostéologie d'*Elops* Linné C., 1766 (Pisces Elopiformes) et son intérêt phylogénétique. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., 2e sér.*, 49(2):1-96.

TAVERNE L., 1975a. - Considérations sur la position systématique des genres fossiles *Leptolepis* et *Allothrissops* au sein des téléostéens primitifs et sur l'origine et le polyphylétisme des poissons téléostéens. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci., 5e sér.*, 61(3): 336-371.

TAVERNE L., 1975b. - Étude ostéologique de *Leptolepis caheni*, téléostéen fossile du Jurassique supérieur (Kimméridgien) de Kisangani (ex-Stanleyville, Zaïre) précédemment décrit dans le genre *Paraclupavus*. *Rev. Zool. Afr.*, 89(4): 821-853.

TAVERNE L., 1975c. - Sur *Leptolepis (Ascalabos) voithi* (von Münster G., 1839), téléostéen fossile du Jurassique de l'Europe et ses affinités systématiques. *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 43: 233-245.

TAVERNE L., 1975d. - À propos de *Tselfatia* Arambourg C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* Woodward A.S., 1942 (Cénomanien du Liban) et du rapport éventuel des tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 105(1-2): 53-72.

TAVERNE L., 1977a. - Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* Agassiz, 1833 (*sensu stricto*) (Jurassique supérieur de l'Europe occidentale) au sein des téléostéens primitifs. *Geobios*, 10(1): 5-33.

TAVERNE L., 1977b. - Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Première partie. Ostéologie des genres *Hiodon, Eohiodon, Lycoptera, Osteoglossum, Scleropages, Heterotis* et *Arapaima*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., coll. in-8°, sér. 2,* 42(3): 1-235.

TAVERNE L., 1978. - Ostéologie, phylogénèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Deuxième partie. Ostéologie des genres *Phareodus, Phareoides, Brychaetus, Musperia, Pantodon, Singida, Notopterus, Xenomystus* et *Papyrocranus*. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., coll. in-8°, sér. 2,* 42(6): 1-213.

TAVERNE L., 1979. - Ostéologie, phylogenèse et systématique des téléostéens fossiles et actuels du super-ordre des Ostéoglossomorphes. Troisième partie. Évolution des structures ostéologiques et conclusions générales relatives à la phylogenèse et à la systématique du super-ordre. *Acad. Roy. Belg., Mém. Cl. Sci., coll. in-8°, sér. 2,* 43(3): 1-168.

TAVERNE L., 1981. - Ostéologie et affinités systématiques de *Leptolepides sprattiformis* (Pisces, Teleostei) du Jurassique supérieur de l'Europe. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 110(1): 7-28.

TAVERNE L., 1982. - Sur *Pattersonnella formosa* (Traquair R.H., 1911) et *Nybelinoides brevis* (Traquair R.H., 1911), téléostéens salmoniformes argentinoïdes du Wealdien inférieur de Bernissart, Belgique, précédemment attribués au genre *Leptolepis* Agassiz L., 1832. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., Sci. Terre*, 54(3): 1-27.

TAVERNE L., 1983. - Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 113(2): 165-181.

TAVERNE L., 1986. - Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, poissons téléostéens du Jurassique et du Crétacé. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 116(1): 33-54.

TAVERNE L., 1989. - *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paléozoographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontographica, A*, 207: 79-105.

TAVERNE L., 1998. - Les ostéoglossomorphes marins de l'Éocène du Monte Bolca (Italie): *Monopteros* Volta, 1796, *Thrissopterus* Heckel, 1856 et *Foreyichthys* Taverne, 1979. Considérations sur la phylogénie des téléostéens ostéoglossomorphes. *Studi e Ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca. 7, Mus. Civ. Stor. Nat. Verona*: 67-158.

TAVERNE L., 1999. - Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 129(2): 421-438.

TAVERNE L., 2000a. - *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, 22(1): 5-22.

TAVERNE L., 2000b. - Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Geobios*, 33(2): 211-222.

TAVERNE L., 2000c. - Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 67(1): 94-123.

TAVERNE L., 2000d. - *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. de l'Albien (Crétacé) marin de Provence (France) et l'évolution du squelette caudal des Tselfatiiformes (Osteichthyes, Teleostei). *Cybium*, 24(4): 371-381.

TAVERNE L., 2001a. - Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Osteichthyes, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 131(1): 3-16.

TAVERNE L., 2001b. - Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe. *Geodiversitas*, 23(1): 17-40.

TAVERNE L., 2001c. - Révision de *Syntegmodus altus* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Cybium*, 25(3): 251-260.

TAVERNE L., 2002a. - Révision de *Luxilites striolatus*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 132(1): 25-34.

TAVERNE L., 2002b. - Étude de *Pseudanogmius maiseyi* gen. et sp. nov., poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (États-Unis). *Geobios*, 35(5): 605-614.

TAVERNE L., 2003. - Redescription critique des genres *Thryptodus, Pseudothryptodus* et *Paranogmius*, poissons marins (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur des États-Unis, d'Égypte et de Libye. *Belg. J. Zool.*, 133(2): 163-173.

TAVERNE L., sous presse. - Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877), poisson marin du Crétacé supérieur des États-Unis. Considérations sur le genre *Pentanogmius* Taverne, 2000 (Teleostei, Tselfatiiformes). *Geodiversitas*.

TAVERNE L. & B. CHANET, 2000. - *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae. *Geodiversitas*, 22(1): 23-34.

TYLER J., 1980. - Osteology, phylogeny, and higher classification of the order Plectognathi (Tetraodontiformes). *Nation. Ocean. Atmosph. Admin. Rep., Nation. Mar. Fisher. Serv. Circul.*, 434: 1-422.

TYLER J., 2000. - *Arambourgthurus*, a new genus of hypurostegic surgeonfish (Acanthuridae) from the Oligocene of Iran, with a phylogeny of the Nasinae. *Geodiversitas*, 22(4): 525-537.

TYLER J., JOHNSON G.D., NAKAMURA I. & B.B. COLLETTE, 1989. - Morphology of *Luvarus imperialis* (Luvaridae), with a phylogenetic analysis of the Acanthuroidei (Pisces). *Smithson. Contrib. Zool.*, 485: 1-78.

WINTERBOTTOM R. & J. TYLER, 1983. - Phylogenetic relationships of aracanin genera of boxfishes (Ostraciidae: Tetraodontiformes). *Copeia*, 1983(4): 902-917.

WOODWARD A.S., 1942. - Some new and little-known Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon. *Ann. Mag. Nat. Hist.,* ser. 11(9): 537-568.

Reçu le 23 décembre 2003.
Accepté pour publication le 26 mai 2004.